

水産総合研究センター 研究報告

24

平成20年3月

BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

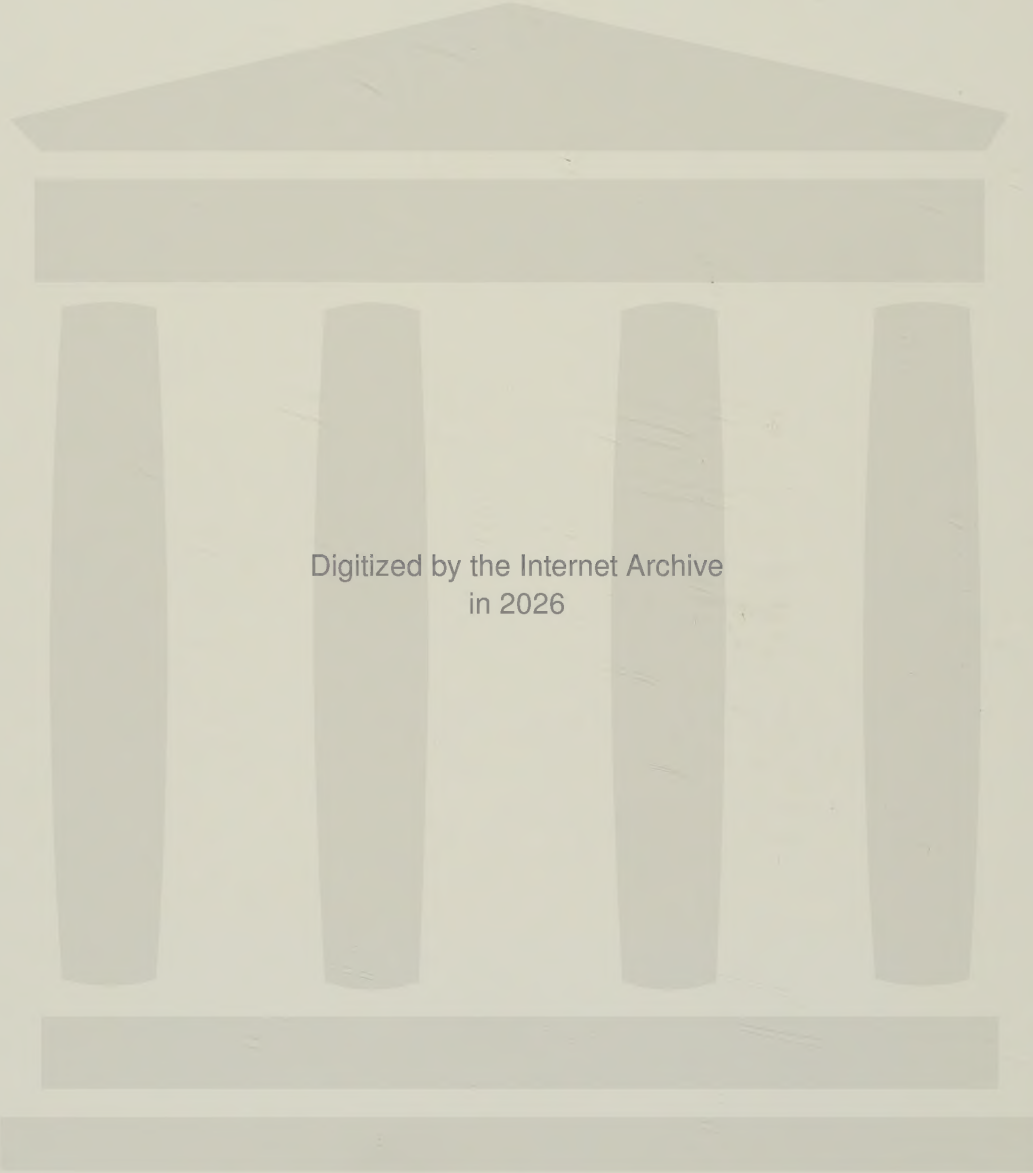
No.24
March 2008

Library
Pacific Islands Fisheries Science Center
2570 Dole St. Honolulu, HI 96822-2396
Received | May 2008



独立行政法人 水産総合研究センター
神奈川県横浜市

FISHERIES RESEARCH AGENCY
Yokohama, Kanagawa, Japan



Digitized by the Internet Archive
in 2026

水産総合研究センター研究報告

第24号

平成20年3月

目 次

(技術報告)

地方公庁船によるマグロ延縄資源調査の推移と混獲モニタリングとしての特徴
細野隆史・松永浩昌・南浩史・清田雅史 1

(総説)

大西洋におけるアナゴ類の生活史
片山知史・黒木洋明 15

(博士号論文)

ビデオプランクトンレコーダーを用いた親潮域～黒潮親潮移行域における
メソ動物プランクトン群集構造の解析に関する研究
市川忠史 23

マアナゴ (*Conger myriaster*) 葉形仔魚の沿岸域への回遊機構に関する研究
黒木洋明 105

(和文要旨) 153

地方公庁船によるマグロ延縄資源調査の推移と 混獲モニタリングとしての特徴

細野隆史^{*1}・松永浩昌^{*2}・南浩史^{*2}・清田雅史^{*2}

Transition of tuna longline survey by Japanese training and research vessels and its traits as monitoring of non-target species.

Takashi HOSONO, Hiroaki MATSUNAGA, Hiroshi MINAMI, and Masashi KIYOTA

Abstract Biological information on tunas, billfishes and other non-target species has been collected in the pelagic longline survey conducted by the Japanese training and research vessels (JTRV). We analyzed the changes of fishing practices and spacio-temporal distribution of fishing efforts by the JTRV survey from 1992 to 2005, and discussed the effectiveness of the survey as a monitoring tool for non-target species. Fishing gear configuration did not change drastically during the period. Fishing efforts concentrated in the area around the Hawaiian Islands, and the high density zone of fishing efforts were shifted seasonally between the south (from January to August) and the north sides (from September to December) of the islands. Very few fishing operations were conducted in April, August and December, because cruise schedule of training vessels were related to the school terms. Data obtained from the JTRV survey provided substantial information on pelagic shark and non-target teleost fish in the Central and North Pacific. Contrastingly, the survey provided little information on seabirds and sea turtles: incidental catch of seabirds and sea turtles occurred very infrequently because habitats of these animals scarcely overlapped with season, area and gear depth of the JTRV fishing operations. The low incidence of seabirds and sea turtles suggests a possibility in which incidental catch of these animals in longline fishery may be controlled to a low level with the modification of fishing operations. The JTRV survey information should be important for the further analysis on fishing resources and marine ecosystems in response to global climate changes.

Key words: Japanese training and research vessels, tuna longline survey, sharks, sea birds, sea turtle

近年, 世界的に環境に対する意識が高まっている。これに伴い, 漁業においても漁獲対象生物資源の持続的利用だけでなく, 偶発的に捕獲される漁獲非対象種(以下, 混獲生物という)の資源や海洋生態系の保全管理も求められるようになってきている。混獲生物の資源を適正に管理するためには, それぞれの生物種の資源動向をモニターし, 同時に, それぞれの種の再生産特性などの生物学的な情報を収集する必要がある。

水産庁および独立行政法人水産総合研究センター遠洋水産研究所は混獲に関する情報を商業船, 乗船科学オブザーバ, および各都道府県水産試験場の試験船と水産高校付属実習船よりなる地方公庁船(以下, 公庁船という)から収集している。これらの情報のうち, 商業船から提出される混獲生物の情報は記録率や種査定の精度に問題があり, そのままでは解析に使用できない場合が多い(Cl Clarke *et al.* 2005a,b)。また, 乗船科

2007年12月21日受理 (Received on December 21, 2007)

^{*1} 日本エヌ・ユー・エス 〒108-0022 東京都港区海岸3-9-15LOOP-Xビル7,8階 (JAPAN NUS Co., Ltd, Loop-X building 7-8th Floors, 3-9-15 Kaigan, Minato Tokyo 108-0022, Japan)

^{*2} 遠洋水産研究所 〒424-8633 静岡県静岡市清水区折戸5-7-1 (National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1, Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8633, Japan)

Table 1. Check list of major record items in the research on stock of tunas with pelagic longline by Japanese training and research vessels at the two pirods: April 1992-March 2000 and April 2000-December 2005. "-" means no record.

1992年4月-2000年3月		2000年4月-2005年12月	
操業・漁具情報	操業年月日	操業年月日	
	正午位置(緯度・経度)	正午位置(緯度・経度)	
	表面水温	表面水温	
	操業方法(舢舨・サメ・他)	操業方法(舢舨・サメ・他)	
	幹縄・枝縄の種類(ナイロン・他)	幹縄(ナイロン・他)・枝縄の種類(ナイロン・ワイヤー・他)	
	枝縄長・浮き縄長・枝縄間隔	枝縄長・浮き縄長・枝縄間隔	
	使用鉢数	使用鉢数	
	浮き玉間針数	浮き玉間針数	
	-	目印ブイ数	
	-	最浅・最深鉤深度	
混獲生物分類項目	-	餌種	
	-	投餌機の使用	
	-	使用した鳥よけ装置	
	-	カツオ・マグロ類以外の硬骨魚類全種	
	サメ類	サメ類・エイ類全種	
	ミズワニ・ネズミザメ・アオザメ・バケアオザメ・ヨゴレ・クロトガリザメ・ヨシキリザメ・その他メジロザメ類・ツノザメ類・ハチワレ・ニタリ・マオナガ・シュモクザメ類・その他サメ類		
	海亀類	海亀類全種	
	アカウミガメ・アオウミガメ・オサガメ・タイマイ・ヒメウミガメ・その他海亀類		
	海鳥類	海鳥類全種	
	クロアシアホウドリ・コアホウドリ・不明アホウドリ類・ミズナギドリ類・その他海鳥類		
混獲生物測定項目	-	釣獲鉢番号・枝縄番号	
	生死(海鳥除く)	生死	
	体長	体長	
	体重	体重	
	性別	性別	
	-	生殖腺重量	
	妊娠有無(サメ類のみ)	妊娠有無(サメ類のみ)	
	胎児数(サメ類のみ)	胎児数(サメ類のみ)	
	胎児体長	胎児体長	
	-	備考 写真・標識番号・針掛り位置(海鳥・海亀)・喰われ状況	
投縄中海鳥釣獲調査	日出時間	-	
	投縄開始時刻	-	
	投縄開始位置	-	
	投縄方向	-	
	表面水温	-	
	風向	-	
	風力	-	
	釣獲時刻	-	
	投縄終了時刻	-	

学オブザーバは漁業の実態を反映した詳しい情報をもたらすが、費用がかかるため高いカバー率で運用することが困難な場合が多い。他方、公庁船は1968年より"地方公庁船による浮き延縄マグロ資源調査"として、マグロ類の資源管理に必要な季節別、海域別の分布や釣獲率、体長組成、あるいは成熟状態などを調査してきたが、1992年4月以降はサメ類、海鳥類、海亀類など、延縄漁業における主要な混獲生物に対しても調査が実施されるようになった。公庁船調査では全漁獲物に対して調査を行なうこと、高い精度で種査定がなされることなどから、混獲生物について質の高いデータが得られる。公庁船の混獲生物に対する調査は2000年に記録項目、調査方法に関する大きな変更を行った。調査方法の違いを明確にしておくことは調査期間のデータをとりまとめて解析する際に重要となる。また、操業海域の偏りや、使用漁具などの変化は、解析に際して大きな影響をもたらすことから、調査時期、海域、漁獲努力量あるいは使用する漁具の仕立てについて公庁船調査が有する特徴についても明確にしておくことが必要である。

本報告は混獲情報の収集が開始された1992年から2005年にかけておこなわれた公庁船調査の操業実態を取りまとめる。具体的には調査における (1) 使用漁具の仕立ておよび餌、(2) 漁獲努力量の経年変化、(3) 漁獲努力量 (使用針数数) の時空間的分布 (4) サメ類、海鳥類、海亀類およびその他の非漁獲対象生物の釣獲状況を取りまとめ、混獲生物に対するモニタリングとしての公庁船調査の有効性を議論することをねらいとする。

試料と方法

1963年から行われている"地方公庁船による浮き延縄マグロ資源調査"で得られたデータは、遠洋水産研究所が管理する公庁船データベースに集積されている。本報告では公庁船調査のうち混獲生物に関する調査に着目して1992年4月から2005年12月までを対象として集計を行った。このうち、2000年3月以前と同年4月以後とでは調査項目が大きく変化している (Table 1)。例えば操業状況や使用した漁具の情報に関しては、2000年4月以降では操業ごとに使用した餌種、釣元 (釣針と枝縄をつなぐ部分) の素材など漁具の仕立てについて詳しい情報が記録されるようになった。さらに、釣獲された生物に関しては2000年3月以前は、マグロ類、カツオ類のほかに混獲生物としてサメ類 (10種3類)、海鳥類 (2種2類)、海亀類 (5種1類) について記録・測定が行われていたが、同

年4月以降はミズウオ、アブラソコムツといったマグロ類以外の硬骨魚類を含めた全生物種を記録するようになった (Table 1)。このほか、2000年3月まで行われていた投縄時における海鳥釣獲調査は、同年4月以後は行われなくなった。

公庁船調査における漁獲努力量として稼動隻数、操業回数、使用釣針数をそれぞれ集計した。また、調査で使用された漁具の仕立てについては、一鉢あたり針数、使用餌種および釣元素材を操業単位で集計して年別に比較した。使用餌の種類についての集計に当たっては、各餌種類を使用した操業回数を計数した。調査で使用する餌種は1操業で単一種類を使用する場合より、2、3種を併用する場合が多い。1回の操業で複数種類の餌を併用している場合、餌種の数だけ操業数を重複してカウントし、併せて使用餌種類の組み合わせについても集計した。後述するように水産高校実習船と都道府県水産試験場の試験船とでは使用漁具の仕立てや餌料が大きく異なることから、これらの集計は船種ごとに区別して行った。

漁獲努力量の時空間分布を確認するため、各操業の使用釣針数を投縄開始位置の緯度・経度5°単位ごとに集計した。操業場所の経年的な推移を調べるため、1992-1995、1996-1999、2000-2003および2004-2005の漁獲努力量の分布図を作成した。また、操業場所の季節的なパターンを確認するため、全年のデータを統合し月別の漁獲努力量分布図を作成した。

結 果

使用漁具の仕立ておよび餌

一操業あたり使用針数には経年的変化がほとんど認められなかった。そこで1992-2005年のデータをプールして一操業あたりに使用される針数のヒストグラムを作成した。実習船では1操業あたり約2200-2400針を使用することが多いが、試験船では実習船の約半分の800-1000針を使用することが多かった (Fig. 1)。

釣り針の到達水深に影響する1鉢あたりの針数は、実習船では当初9-12本が80%以上を占めていたが、徐々にその割合が減少し、13-16本を用いる操業の割合が増加した (Fig. 2)。一方、試験船の1鉢あたり針数は2001年までは1-4本から20本以上まで多様であったが、2002年以降は9-12本が多く占めた (Fig. 2)。この2002年以降の試験船に見られる変化は、使用漁具が特定のパターンに集中したためではなく、公庁船調査にかかわる試験船が減少したことによって、使用される漁具の多様性が減少したことを反映している。

実習船、試験船とも使用釣元素材の組成には2000-

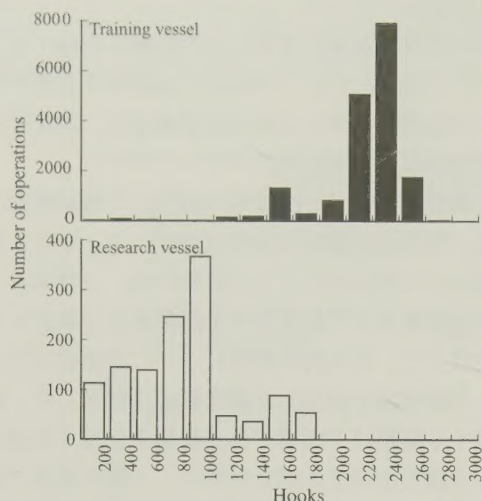


Fig. 1. Number of hooks per operation in Japanese training and research vessels. Data from 1992 to 2005 are combined.

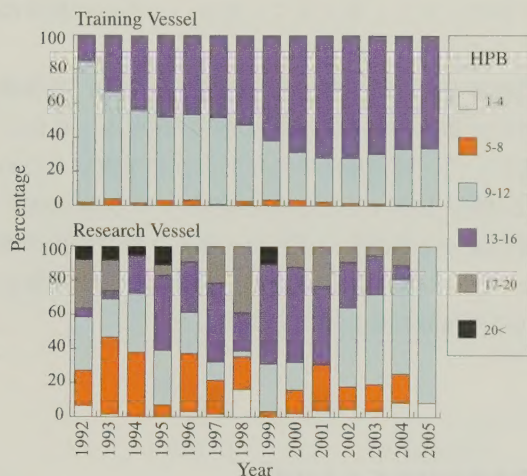


Fig. 2. Composition of hook per basket (HPB) used in operations by Japanese training and research vessels from 1992 to 2005. Columns indicate percentage of fishing operations in each HPB category. Total number of operations in each year is shown in Fig. 1.

2005年で目立った変化はないが、使用する釣元は両者で異なっている。実習船ではワイヤー素材を用いた調査がすべての年で70%以上を占めたのに対し、試験船ではすべての年で90%以上の操業でナイロン素材の釣元が使用されていた (Fig. 3)。

餌の種類についてみると、使用した餌種がわかる2000年以降の調査では、実習船では一貫してサバ、アジを多く使用していた (Fig. 4)。一方、試験船では2000年から2002年まではサンマ、イカおよびサバを多く使用していたが、2003年以降はサンマとイカの使用

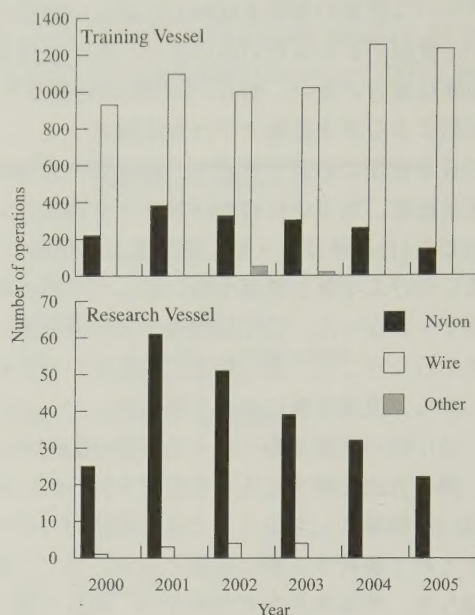


Fig. 3. Materials of leader line used by Japanese training and research vessels from 2000 to 2005.

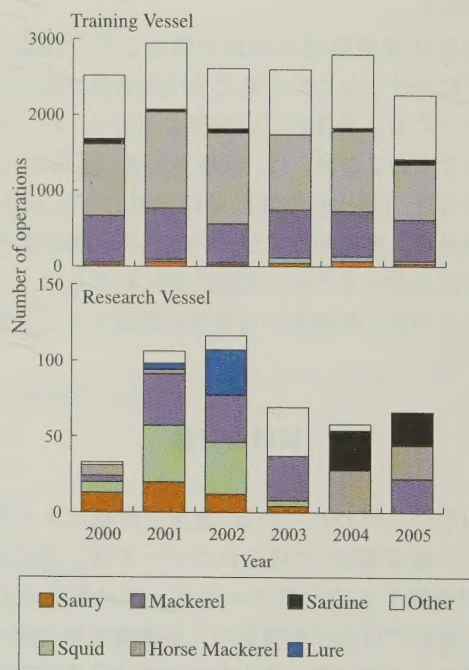


Fig. 4. Composition of fishing baits used by Japanese training and research vessels from 2000 to 2005. In the case of operation which used two or three types of bait, we counted the number of operations as twice or three times.

が減り、イワシを多く使用していた (Fig. 4)。一操業における餌の組み合わせ方は多様で、2種類の餌を組み合わせた操業は全操業の50%以上を占めており、餌種名が判明している中では、アジとサバの2種類を併

Table 2. Baite types used by Japanese training and research vessels in 1992-2005. Abbreviations; Lu: lure, Sar: sardine, Hma: horse mackerel, Ma: mackerel, Sq: squid, Sau: saury, Ot:other.

Training vessel							
Uni-bait	Operations	Two baits	Operations	Three baits	Operations	Four baits	Operations
Sau	3	Sq-Sau	63	Ma-Sq-Sar	3	Ot-Hma-Ma-Sau	26
Sq	12	Ma-Sau	4	Hma-Ma-Sar	56	Ot-Hma-Ma-Sq	91
Ma	594	Ma-Sq	43	Sar-Hma-Ma	61	Ot-Sar-Hma-Ma	16
Hma	1243	Hma-Sau	21	Lu-Hma-Ma	3		
Sar	1	Hma-Sq	9	Ot-Hma-Sar	2		
Ot	908	Hma-Ma	1261	Ot-Hma-Sq	26		
		Sar-Ma	9	Ot-Hma-Ma	817		
		Sar-Hma	83	Ot-Sar-Sar	31		
		Lu-Ma	15	Ot-Lu-Sar	2		
		Lu-Hma	6				
		Ot-Sau	102				
		Ot-Ma	736				
		Ot-Hma	2597				
		Ot-Sar	57				
Research vessel							
Sau	30	Sq-Sau	19	Sar-Hma-Ma	22		
Sq	12	Ma-Sq	38	Lu-Ma-Sq	27		
Ma	16	Sar-Hma	26	Ot-Lu-Hma	1		
Hma	7	Lu-Sq	3				
Ot	26	Lu-Hma	2				
		Ot-Sq	2				
		Ot-Ma	25				
		Ot-Hma	2				
		Ot-Lu	1				

用した操業が最も多かった（Table 2）。

漁獲努力量の経年変化

調査に関わる実習船と試験船の稼働数は、前者は毎年30隻前後で推移しているが、後者は1992年から1998年にかけて9隻前後、1999年から2003年にかけては6、7隻、2005年には2隻と急激な減少傾向にある。各船種における年間操業回数は年々減少しており、実習船では1993年には約2600回行なわれていた操業が、2005年には約1400回になり（Fig. 5）、試験船でも1993年には111回行なわれた操業が2005年には22回に減少した（Fig. 5）。年間使用釣針数は、実習船では1993年の約5,500,000針から2005年の約3,000,000針に減少し、試験船の漁獲努力量も1993年の約300,000針を最高に

2005年には約17,000針にまで減少した（Fig. 6）。近年の公庁船調査における努力量がピーク時の半分程度になったのは、船ごとの年間操業数が減少したことによる影響が大きい。すなわち、実習船では、1993年には一隻あたり平均76.1回行なわれていた操業が2005年には平均46.2回に減少し、同様に、試験船でも1993年に一隻あたり平均20.0回行なわれていた操業が2005年には平均11.0回と半減した。

漁獲努力量の時空間的分布

公庁船調査が実施される海域は経年的にあまり変化が認められず、110° Eから120° Wにかけての中部太平洋で主に行なわれるほか、東部インド洋でも調査が行われている（Fig. 7）。このうちハワイ周辺海域は、

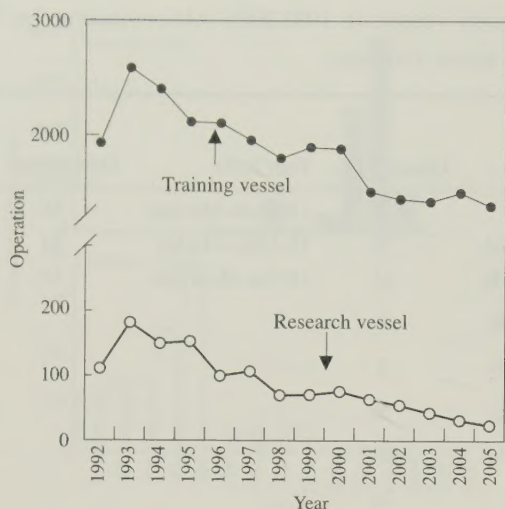


Fig. 5. Changes in annual number of longline fishing operations conducted by Japanese training and research vessels from 1992 to 2005.

調査が特に集中する海域であった。漁獲努力量の月別分布を見ると、ハワイ周辺海域における調査には明瞭な季節的特長があり、操業は1-8月の期間はハワイ諸島より南の海域に集中したが、9月以後はハワイ諸島より北の海域に集中した (Fig. 8)。また、4、8月および12月は調査が行われる海域が限られており、使用針数は他の月に比べて著しく少なかった (Fig. 8)。これらの月別変化は、高校における夏期および冬の学期休みと始業時期に関連する実習船の調査スケジュールが原因であり、すべての調査年でこれらの月のデータは他の月より著しく少なくなった。

サメ類、海鳥類、海亀類およびその他の非漁獲対象生物の釣獲状況

全調査期間を通して不明種を含めて21種のサメ類 (332979個体) が釣獲され、これらのサメ類のうちヨシキリザメ (*Prionace glauca*) がサメ類の全釣獲匹数の約3/4を占め卓越し、このほか、ミズワニ (*Pseudocarcharias kamoharai*)、ハチワレ (*Alopias superciliosus*)、ニタリ (*A. pelagicus*)、アオザメ (*Isurus oxyrinchus*)、クロトガリザメ (*Carcharhinus falciformis*) およびヨゴレ (*C. longimanus*) の6種も多く出現した (Fig. 9)。これら7種のサメ類は全調査期間を通じて多数釣獲された。漁獲努力量が最も少なかった2004年、2005年に限った場合でも、サメ類はそれぞれ14791個体、10291個体が釣獲された。

海鳥類では不明種を含め8種、769個体が混獲されたが、そのほとんどはクロアシアホウドリ (*Diomedea nigripes*)、コアホウドリ (*D. immutabilis*) の2種で混獲個体数の90%以上を占め、

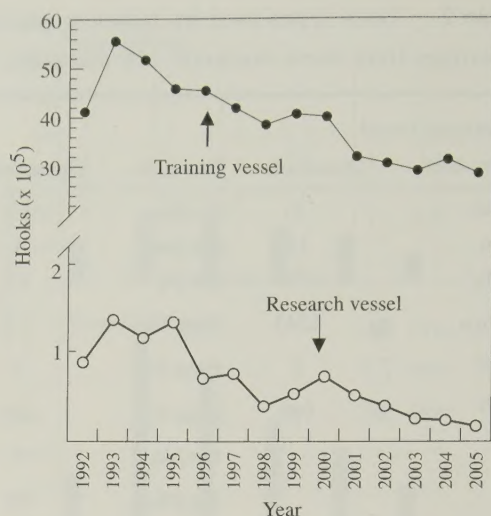


Fig. 6. Number of hooks used by Japanese training and research vessels from 1992 to 2005.

種不明アホウドリ類を含めると混獲個体数の約98%をアホウドリ類が占めていた (Fig. 9)。なお、これらの混獲個体数には、通常の延縄調査だけでなく、延縄における混獲回避技術開発を目的に行われた調査結果も含まれている。海鳥避けの吹流し (通称、鳥ボール) の効果調査では、海鳥の多く出現する海域において鳥ボールの使用と非使用を交互に繰り返すことによって効果を判定する。そのため通常よりはるかに多くの海鳥類が混獲されることとなる。たとえば、1997-1999年に一隻によって行われた鳥ボール調査だけで331個体が混獲されている。通常、公庁船調査における海鳥類の混獲はきわめて少なく、近年に限定した場合、混獲されたすべての海鳥類の合計が2004年で17個体、2005年で4個体であった。

海亀類は全調査期間を通して162個体が混獲され、その約3/4をヒメウミガメ (*Lepidochelys olivacea*) が占め、このほかアカウミガメ、ヒメウミガメ、アオウミガメおよびオサガメの出現が確認された (Fig. 9)。海亀類の混獲数は他の生物群と比較してきわめて少ないが、それに加えて調査海域がハワイ周辺に集中するのに伴って、近年は海亀の混獲がほとんど生じなくなった。たとえば、混獲頭数が最も多いヒメウミガメの場合でも2004年、2005年とも2個体のみであった。

上記以外の非漁獲対象生物としては頭足類1種、エイ類5種、硬骨魚類43種 (総捕獲個体数108682個体) が出現した。このうち、延縄で捕獲された全生物に対して調査が行われるようになった2000年以後の硬骨魚類では、ミズウオ、シイラ、カマスサワラが多く混獲され、それぞれ26%、19%、12%を占めていた (Fig. 9)。

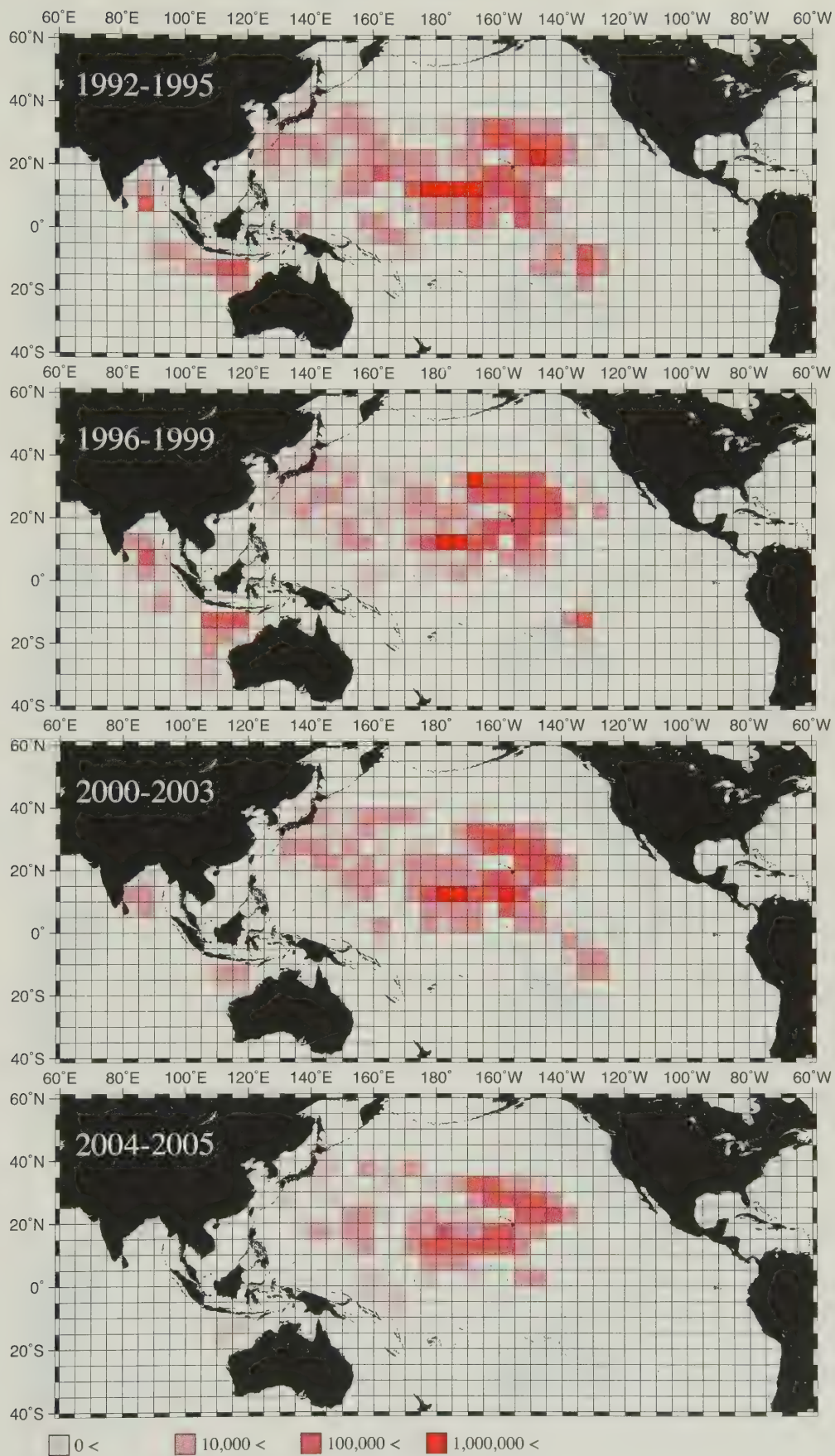


Fig. 7. Frequency distribution of number of hooks in four categories used by Japanese training and research vessels in the four periods (1992-1995, 1996-1999, 2000-2003 and 2004-2005) .

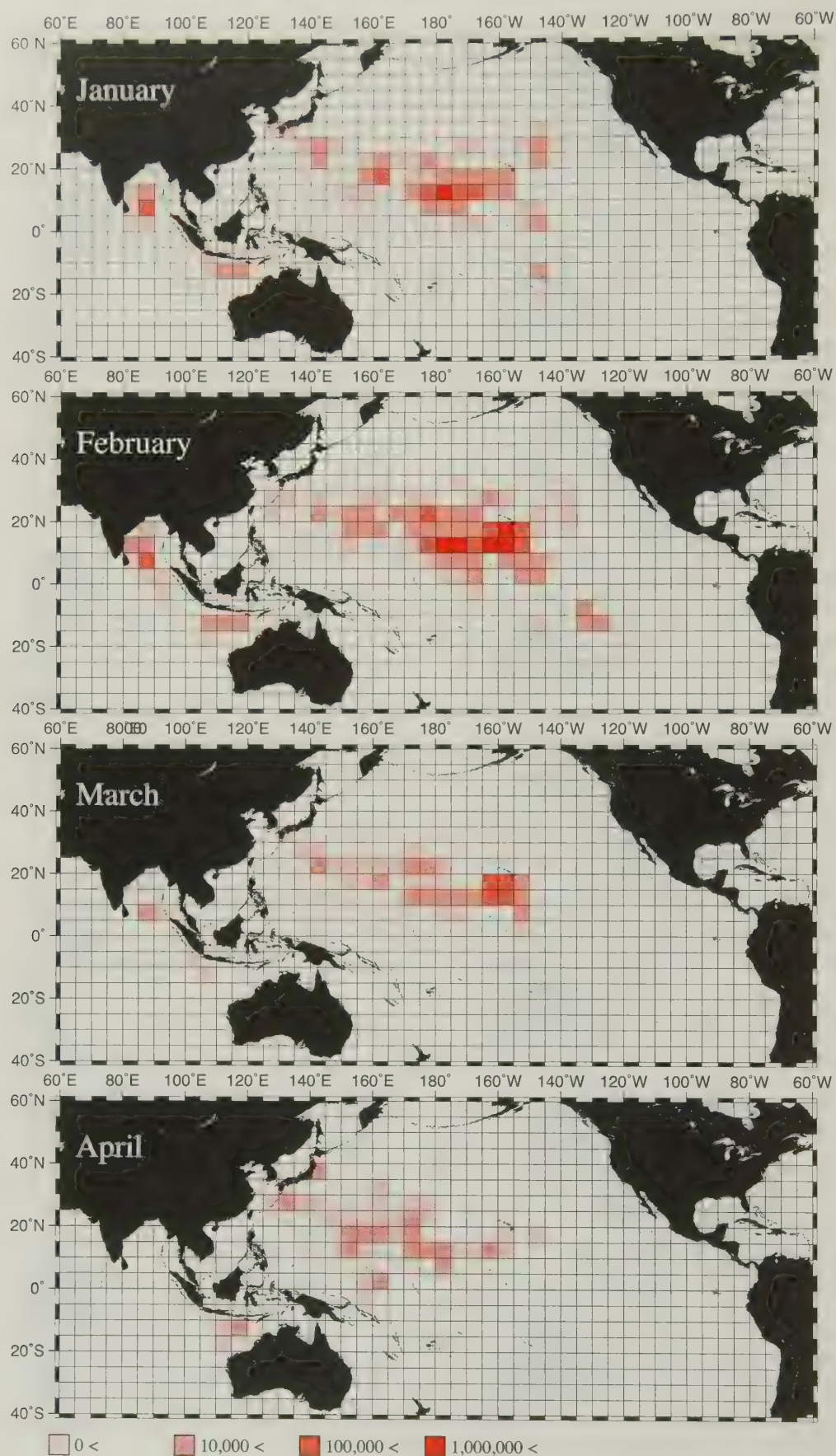
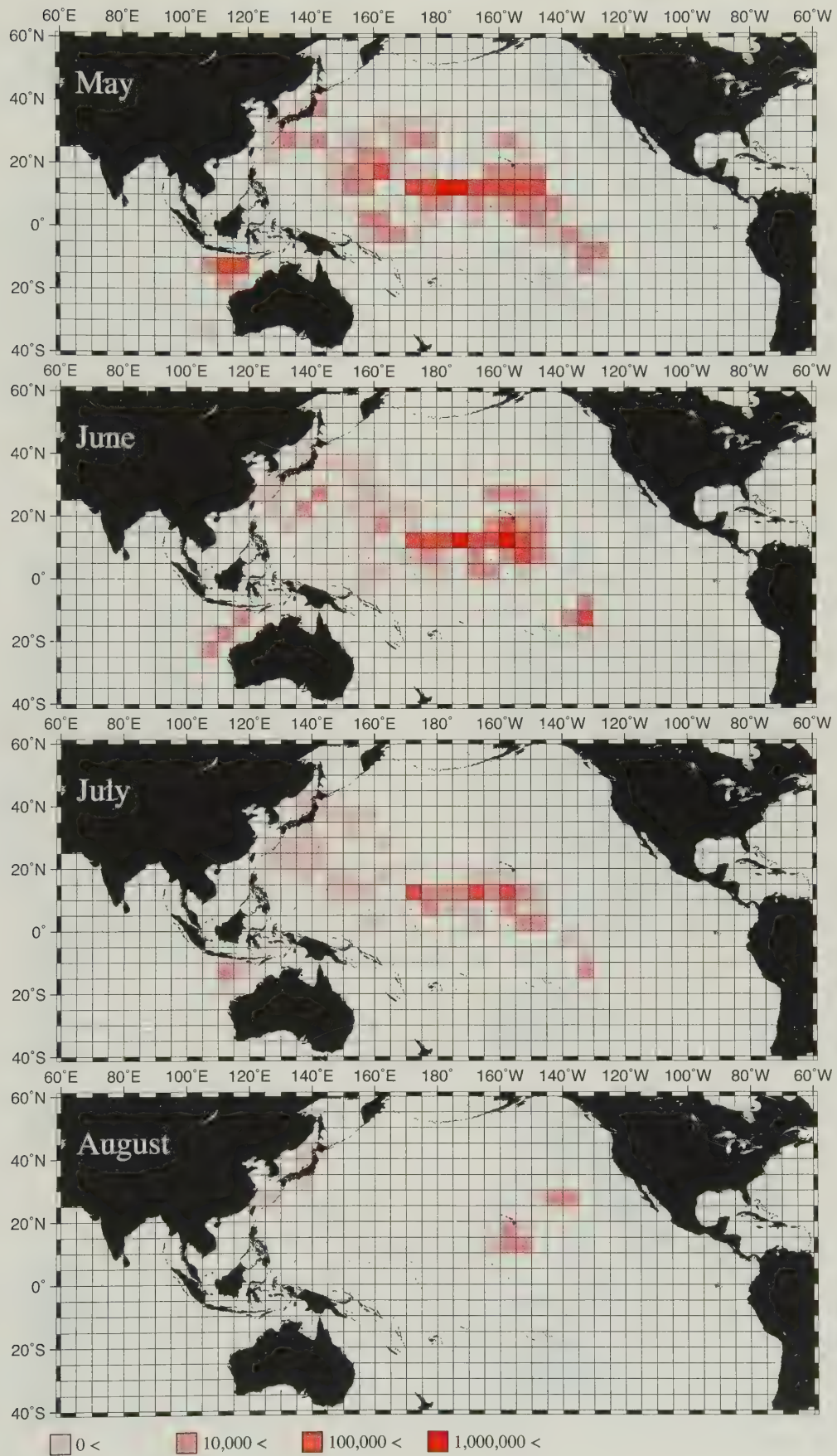
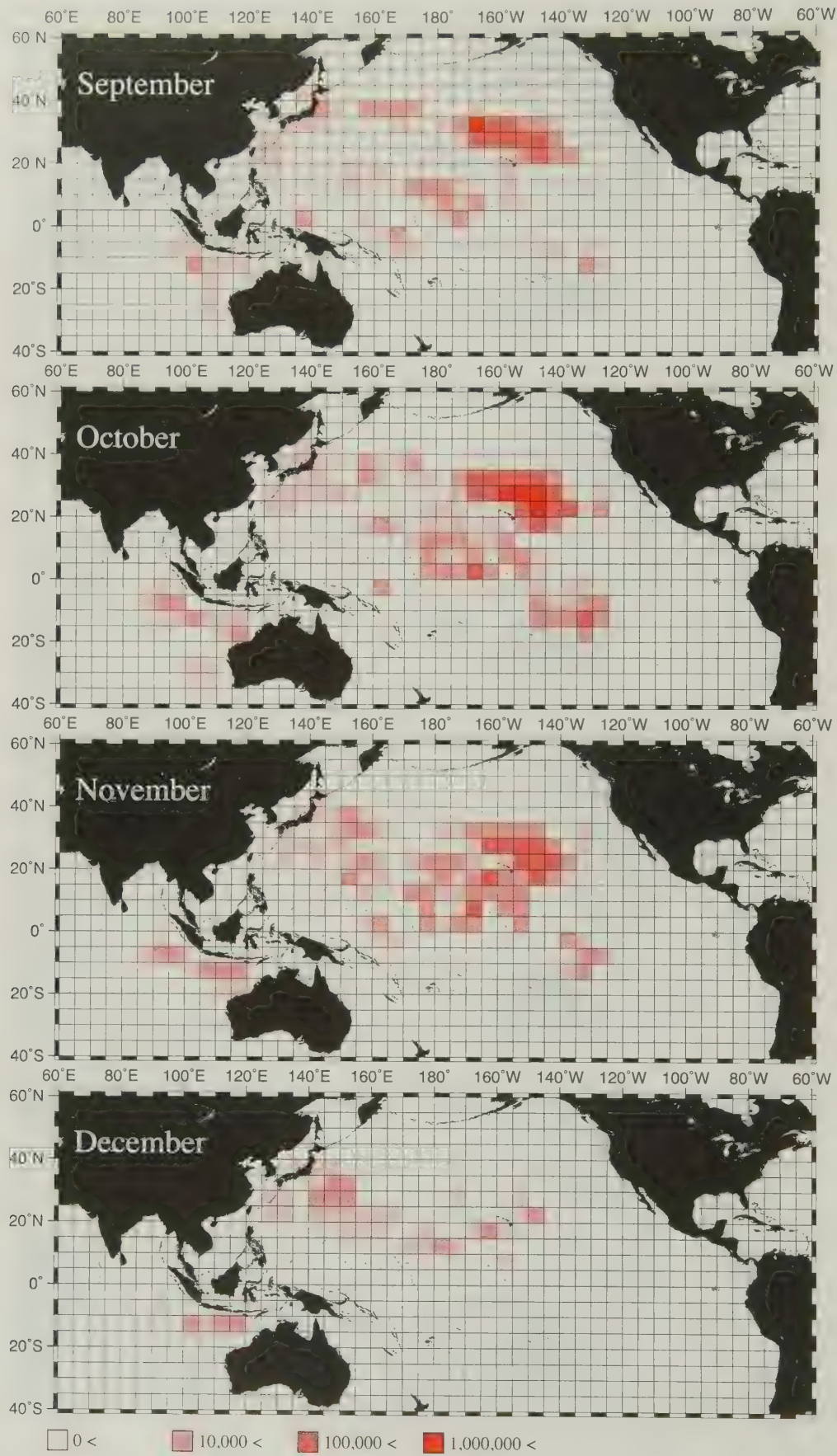


Fig. 8. Monthly distribution of number of hooks used by Japanese training and research vessels. Data from 1992 to 2005 are combined.





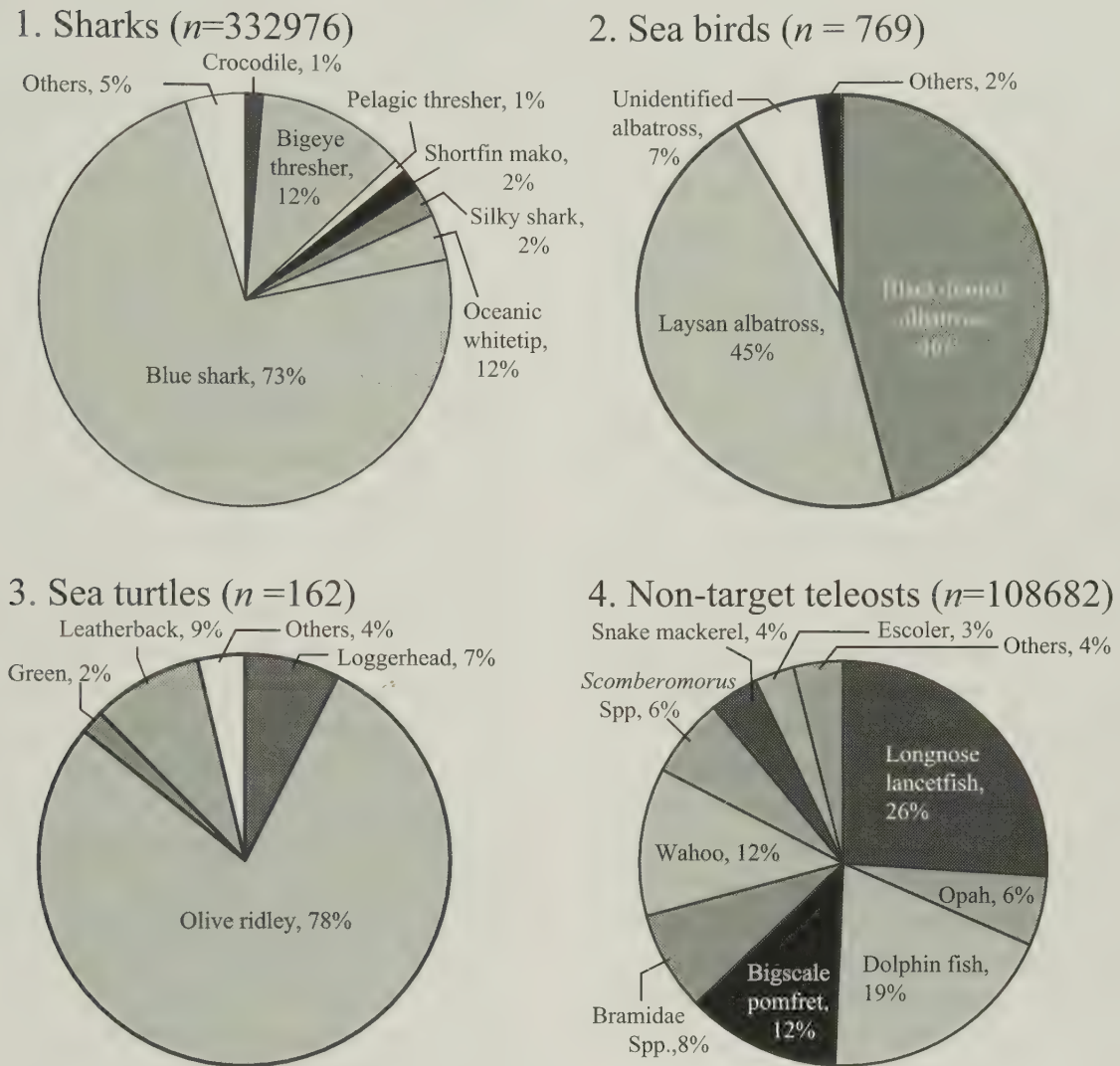


Fig. 9. Species composition of sharks, sea birds and sea turtles caught in Japanese training and research vessels surveys from 1992 to 2005. "n" indicates total catch number in each research period (sharks, sea birds and sea turtles:1992-2005; other teleosts: 2000-2005) .

考 察

公庁船調査は1992年から2005年まで一貫してハワイ周辺を中心とした海域で操業が行われていた。しかし、当該調査の努力量の大半を担う実習船の調査スケジュールが学期に対応するため、学校の休業時期や始業時期にあたる4, 8, 12月はデータ数が著しく乏しかった。このことから、公庁船データを基にして季節的な解析を行なう場合はデータ数の不均一性がもたらす影響について十分に留意する必要があると考えられ

る。また、調査が集中する海域が季節によって大きく異なっていたことも注意すべき点である。たとえば、資源量指数として釣獲率を解析する際には、海域、季節、漁具などの効果を取り除いて経年変化を抽出する標準化が一般的に行われる（平松, 1995）。しかし、公庁船調査データの場合には春から夏にかけてはハワイ北方海域でのデータが乏しく、秋から冬ではハワイ南方海域のデータが乏しくなっており、CPUEを標準化するにはこうしたデータの特性を考慮した適切な解析を行う必要がある。

延縄漁業における漁獲対象種以外のサメ類、海鳥

知、海亀類に関する情報ソースとして公庁船調査を扱う場合、サメ類に関してはデータ数が多いことに加え、捕獲される全ての個体が記録されること、種レベルの査定がなされることで有用である。実際、公庁船によるサメ類の調査データは太平洋におけるサメ類の資源評価に用いられており (Matsunaga *et al.*, 2006)、本海域におけるサメ資源の主たる情報ソースとしての役割を担っている。太平洋におけるサメ類資源に関する他の情報ソースとしては、延縄漁業に関する漁獲成績報告書が存在するが、漁獲成績報告書における種の査定はヨシキリザメ、アオザメ、ネズミザメ、および、その他のサメ類の4区分のみである。また、サメ類は種類によって利用される度合いが異なるため、価値の高いサメでは漁獲成績報告書への記録率は高くなるが、価値の低いサメでは実際に捕獲される数に比べて記録率が低くなる (Nakano and Honma, 1996)。このような、記録率のばらつきは、混獲個体数推定を困難にする原因となる。Clarke *et al.* (2005a) は大西洋のアオザメ資源解析における漁獲成績報告書の記録率の問題に対して、漁獲成績報告書から正確な情報を抜き出すためのフィルタリングの妥当性を検証するための指標としてオブザーバーデータを使用している。これと同様に、太平洋海域においても情報精度が高い公庁船データを指標とすることで、漁獲成績報告書に含まれる不確実性を補正し、より有用な情報ソースとして活用できる可能性がある。情報量が少ない太平洋海域でのサメ類についての資源評価の精度向上を図るには、公庁船データと漁業データなどの利用できる情報ソース間の比較検討が不可欠となるものと考えられる。

サメ類とは異なり、公庁船調査での海鳥類および海亀類の混獲率は極めて低かったことから、公庁船調査での操業形態ではこれらの分類群の混獲は起こりにくいと考えられる。海鳥類の混獲が少なかった理由として、延縄で混獲される可能性のあるアホウドリ類の北太平洋における分布の季節性と公庁船調査における操業位置分布の季節性との不一致が考えられる。クロアシアホウドリ・コアホウドリの分布は季節的に変化することが知られており、10月から翌年の6月までは繁殖のためにハワイ周辺海域 ($>20^{\circ}$ N) に多く出現するが、夏季にはより北方の海域 ($>40^{\circ}$ N) に分布の中心が移動する (Robins & Rice, 1974; Kuroda, 1988)。これに対して、公庁船調査のほとんどは 40° N 以南で行なわれるうえ、1-8月までの調査はハワイ諸島の南側 ($<20^{\circ}$ N) に集中する。従って、操業の中心域がアホウドリ類の分布と重なるのは10-12月の限られた時期となる。この時空間的な不一致が海鳥類の

低い混獲率につながったと考えられる。海亀類の混獲が少なかった理由として、公庁船の多くの船で使用される漁具の特徴と海亀の生息場所との鉛直的なズレがあげられる。Polovina *et al.* (2003) はアカウミガメとヒメウミガメの外洋における潜水深度と滞在時間の関係を調べ、多くの時間を100 m以浅で過ごしていることを明らかにした。そして、浅い深度に延縄を設置しないことで海亀の混獲を減少できると指摘している。これに対し、公庁船調査における努力量のほとんどを占める実習船では、敷設水深の目安となる1鉢あたり針数が9本以上 (近年は13本以上) の仕立てが用いられていた (Fig. 2)。一鉢当たり針数が10本以上の場合、釣針は25-300m、あるいは、それ以深に達する (Ward and Hindmarsh, 2007)。したがって、主に使用されている漁具の鉛直的な分布と海亀類の鉛直的な生息域とのズレが、混獲が起こりにくかった理由のひとつであると考えられる。さらに、公庁船調査における調査位置の時空間分布パターンも海亀類の生息域と重ならない特徴を有していた。ハワイ諸島北側における海亀の混獲レベルは1-3月が高く、その他の時期は低いことが報告されている (Gilman *et al.*, 2006)。これに対してハワイ諸島北側での調査はほとんどが9月から12月であることから (Fig. 8)、この期間に行われる公庁船調査は海亀の混獲が生じづらい条件下での操業であるといえる。このことは逆に、公庁船調査における漁具の特徴や時空間的な操業位置の選択は海亀の混獲を低く抑えられる可能を示唆している。

以上のことから、公庁船によるマグロ延縄調査を混獲モニタリングとして見た場合、サメ類に関しては精度の高い情報を提供することが示された。一方で、海鳥類および海亀類に関しては操業形態が混獲の生じづらい特徴を有しており、混獲実態を反映していない可能性がしめされた。これらの生物についても混獲実態を把握することを目的とした調査設計に基づき試験操業がおこなわれることが望ましいが、そのような専用の調査の実施は実際上困難である。外洋における生物の情報を収集する手段は限定されており、公庁船調査が提供する長期の科学的データは極めて貴重となる。混獲生物の管理保全のためには既存データの特性を十分に理解した上で、それらのデータに対して解析結果に偏りが生じないための方法を適用し、有用な情報を引き出すことが必要である。

謝 辞

本稿で取り扱った地方公庁船によるまぐろかつお類資源調査は水産庁の許可と指導のもとに実施されてい

る。調査開始より現在まで、貴重なデータを収集して下さった地方公庁船関係者の努力に深謝する。本稿を取りまとめるに当り、有益なご指摘をいただいた遠洋水産研究所の鈴木治郎博士、本多仁博士に感謝する。公庁船調査の変遷について丁寧に解説していただいた遠洋水産研究所の塩浜利夫氏に感謝する。最後に、本稿について適切な査読者の方々に謝意を表する。

文 献

- Clarke S., Nakano H., and Takeuchi Y., 2005a: Comparison of Japanese logbook and observer data for shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Atlantic ocean using Bayesian GLM methods. (SCRS/2004/121), ICCAT Col. Vol. Sci. Pap. **58**, 1150-1156.
- Clarke S., Nakano H., and Takeuchi Y. 2005b: Methods for using Japanese logbook data to construct catch and CPUE time series for blue shark (*Prionace glauca*) in the Atlantic Ocean. (SCRS/2004/118), ICCAT Col. Vol. Sci. Pap. **58**, 1118-1126.
- Gilman E., Kobayashi D., Swenarton T., Dalzell P., Kinan I., and Brothers N. 2006: Analyses of observer data for the Hawaii-based longline swordfish fishery, (WCPFC-SC 2-2006/EB IP-1) pp. 52. WCPFC, Manila, Philippines.
- 平松一彦, 1995: 統計モデルによるCPUEの標準化. 漁業資源研究会議 北日本底魚部会報 **28**: 87-97.
- Kuroda N., 1988: A distributional analysis of *Diomedea immutabilis* and *D. nigripes* in the North Pacific. J. Yamashina Inst. Ornith., **20**, 1 - 20.
- Matsunaga, H., Hosono T., and Shono H., 2006: Analysis of longline CPUE of major pelagic shark species collected by Japanese research and training vessels in the Pacific Ocean. (WCPFC-SC 2-2006/EB WP-10), pp. 8. WCPFC, Manila, Philippines.
- Nakano H. and Honma M., 1996: Historical CPUE of pelagic sharks caught by Japanese longline fishery in the Atlantic Ocean. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., **46**, 393-398.
- Polovina J. J., Howell E., Parker D. M. and Balazs G. H., 2003: Dive-depth distribution of loggerhead (*Carretta carretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific: Might deep longline sets catch fewer turtles? Fish. Bull., **101**, 189-193.
- Robbins C. S. and Rice D. W., 1974: Recoveries of banded Laysan albatross (*Diomedea immutabilis*) and black-footed albatrosses (*D. nigripes*). In "Pelagic studies of seabirds in the Central and Eastern Pacific Ocean. Smithsonian Contributions to Zoology" (ed. by King W. B.), pp. 232-277. Washington, D. C.
- Ward P. and Hindmarsh S., 2007: An overview of historical changes in the fishing gear and practices of pelagic longliners, with particular reference to Japan's Pacific fleet. Rev. Fish. Biol. Fisheries, DOI 10.1007/s11160-007-9051- 0

大西洋におけるアナゴ類の生活史

片山知史*・黒木洋明*

Review on the life history of conger fishes in the Atlantic Ocean

Satoshi KATAYAMA, and Hiroaki KUROGI

Abstract To integrate our knowledge on fisheries biology of conger fishes inhabiting around the Japanese Archipelago, life histories of European conger, *Conger conger* and American conger, *C. oceanicus* in the Atlantic Ocean were reviewed. Age and growth, distributions of male and female, and occurrence pattern of leptocephalus larvae in coastal area were similar to those of Japanese white-spotted conger, *C. myriaster*. Spawning ground of *C. oceanicus* has been determined in the Sargasso Sea, whereas that of *C. conger* has still not revealed as same as *C. myriaster*. Migration processes of leptocephali into coastal area utilizing the western boundary current, Gulf Stream or Kuroshio, were common among these fishes. In order to reveal recruitment mechanisms of conger fishes, importance of oceanographic approach was confirmed through this review.

Key words: *Conger* species, migration process, spawning ground, leptocephalus

世界の水域に生息するウナギ目アナゴ科には22属存在し、その中の*Conger*属(クロアナゴ属)には、現段階で12種が存在するとされる(波戸岡, 2001)。日本で漁獲されるアナゴ科*Conger*属魚類で最もポピュラーなマアナゴ*Conger myriaster*は、北海道南部以南の日本沿岸域、韓国の沿岸域、中国の沿岸から東シナ海の大陸棚にかけての東アジアに広く分布している。主な生息水深は10~300mであり、内湾から大陸棚上にかけてが主な生息域である。底びき網、筒、かご等で漁獲される重要な沿岸漁業対象種であり、日本全国で1万トン程度が漁獲されていたが、近年は減少傾向にある(望岡, 東海, 2001)。マアナゴの生態は不明な点が多いが、近年、分布生態、加入過程など、特に生活史初期の調査研究が進展しており(望岡, 2001; 黒木, 片山, 2006)、まだ産卵場は見つかっていないものの、地先で産卵するのではなく南方水域から黒潮を経由して日本沿岸に來遊する可能性が高いと考えられている(高井, 1959; 落合, 田中1986; 黒木, 片山, 2006)。さらに、マアナゴは、中国、韓国と同じ資源を共有しているという意味で、「国際資源」とであるとの

認識もある(片山, 2006; 黒木, 2006)。主要なマアナゴ漁場では、以前から資源管理が取り組まれており、特に伊勢・三河湾(愛知県, 三重県)および福島県では資源回復計画の対象種となっている。しかし、海域間の移動や雌雄の分布様式など、生態面での不明な点が未だ多く残されており、広域に分布するマアナゴを効果的に資源管理するための手立てが確立していないのが現状である。

本邦には*Conger*属のアナゴ類は、マアナゴに加えて、クロアナゴ*Conger japonicus*、ダイナンアナゴ*Conger erebennus*、キリアナゴ*Conger cinereus*の4種が生息している(波戸岡, 1993)。マアナゴ以外のこれら3魚種の生態はほとんどわかっていないが、分布域を見ると、おおよそ西岸境界流の黒潮の上流側(南側)からキリアナゴ、クロアナゴ、マアナゴ、ダイナンアナゴの順で分布する傾向が見られる。*Conger*属魚類は、世界中の亜熱帯から温帯域に分布するが、大西洋には主に*Conger conger*, *Conger oceanicus*, *Conger triporiceps*の3種が生息しており(波戸岡, 2001)、前2種は漁獲対象にもなっている。この3種

が分布する海域は、西岸境界流である湾流 (Gulf Stream) とそれに続く暖流 (北大西洋海流) の影響下にあることから、大西洋の *Conger* 属魚類の生態を把握することは、黒潮との関係が強い本邦のマアナゴを中心とした *Conger* 属魚類の加入過程や移動様式などの生態を解明するための重要な情報となるものと期待される。本論文では、大西洋における *Conger* 属アナゴ類の生態に関するこれまでの研究報告をレビューし、各種の特徴を明らかにすることを目的とする。なお、*C. triporiceps* は、熱帯域のサンゴ礁もしくはその近傍浅海域に生息する種であり、知見も少ないので、本稿においては、*C. conger* および *C. oceanicus* のみを取り上げる。

Conger conger

Conger eel, European conger

漁獲量 *C. conger* の漁獲量は、大西洋の *Conger* 属の中で群を抜いて多い。国連食糧農業機関 (FAO) の統計資料 (FAO, 1978-2006) を基にした、*C. conger* の漁獲量を Fig. 1 に示す。全漁獲量は1970年代後半以降徐々に増加し、1996年には18000tを超えたが、近年は15000t前後で推移している。2000年～2004年の5年間平均漁獲量は15364tであり、漁獲量の多い上位3国は、フランス5385t、スペイン3491t、モロッコ1787tである。(Fig. 1)

分布 (幼魚・未成魚) ノルウェーおよびアイスランドの沿岸からアフリカ北部のセネガルにかけての大西洋東部沿岸に加え地中海、黒海に分布している

(Bauchot and Saldanha, 1986) (Fig. 2)。

産卵期 (孵化時期) 北西大西洋における葉形仔魚の分布時期から、本種の産卵期は7～9月であると考えられていた (Strehlow *et al.*, 1998)。しかし近年、耳石日周輪の計数によって、ポルトガル沿岸もしくはアゾレス島周辺で採集された葉形仔魚の孵化日組成は4～10月 (Antunes and Correia, 2003), 1～7月 (Correia *et al.*, 2006), 12～6月 (Correia *et al.*, 2003) であると推定されており、様々な産卵群が存在する可能性も想定される。

浮遊期間 葉形仔魚の出現状況から本種の浮遊幼生期間は1～2年 (Strehlow *et al.*, 1998; Lythgore and Lythgore, 1975) の長期におよぶとされていたが、最近の耳石日周輪の解析からは、85～133mmの葉形仔魚の浮遊期間が最大277日間であると推定された (Antunes and Correia, 2003)。なお、稚仔魚の耳石微細構造については、浮遊期間は明瞭であるが、変態中は不明瞭な構造 (diffuse zone) となることなど、その詳細が記載されている (Antunes and Correia, 2003; Correia *et al.*, 2006)。

浮遊仔魚の回遊機構 産卵場は不明であるものの、葉形仔魚が来遊し接岸する過程については、Strehlow *et al.* (1998) が断片的な葉形仔魚の情報から、7～9月に地中海で孵化した葉形仔魚は、11月に30mm以上に成長し、その後ポルトガルやスペインの南部に来遊し、その後翌夏までに130～150mm (最大165mm) となり、沿岸域へと接岸し変態すると推察している。また、回遊メカニズムについては、潮汐を利用して接岸するという仮説が示されている (Correia *et al.*,

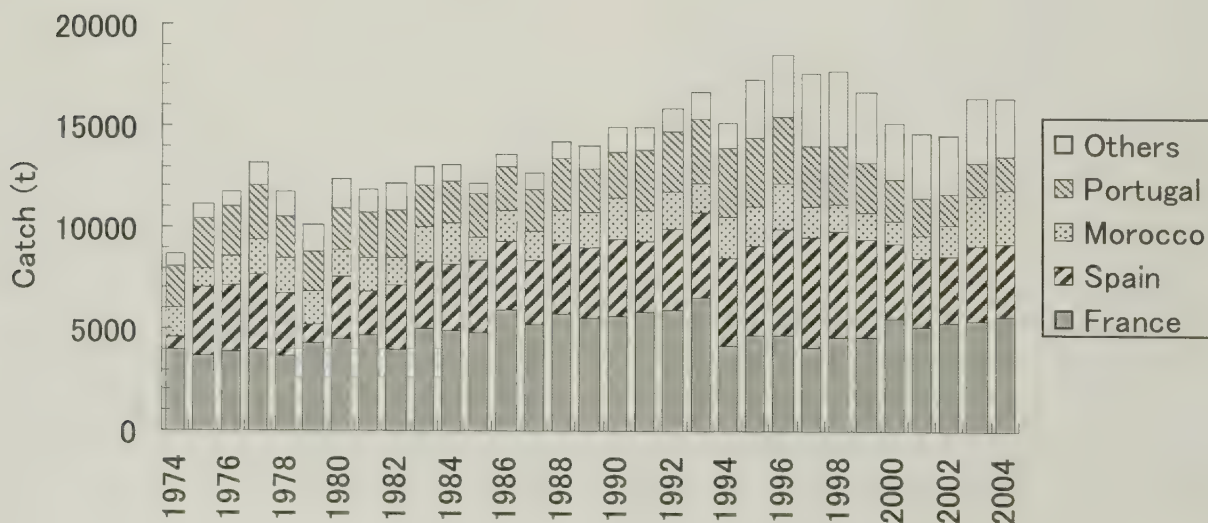


Fig. 1. Annual catch of European conger, *Conger conger*, by countries from 1974 to 2004 (FAO, 1998-2006).

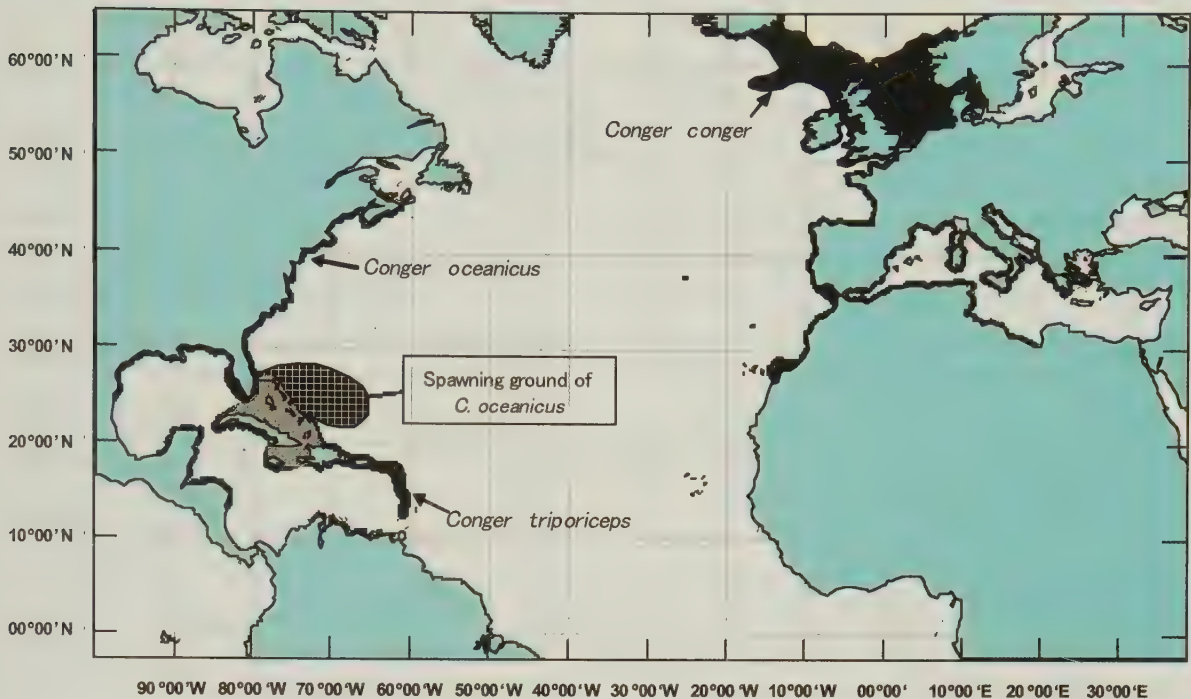


Fig.2. Distributions of conger fishes in and around Atlantic ocean and spawning ground of *Conger oceanicus*.

2002)。

年齢, 成長 脊椎骨や耳石薄片に観察される年輪を用いた年齢査定が行われており, アイルランド南岸で採集された全長33~159cm (体重50g~12kg) の個体を調べた結果, 4歳で平均全長が42cm, 8歳で1mを超えると推察されている (O'Sullivan *et al.*, 2003)。また, フランスにおける延縄漁獲物は2歳から11歳魚であり, 本種の成長速度は1年約10cmであると報告されている (Sbaihi *et al.*, 2001)。このほか, アイルランド沿岸で漁獲された2mを超す大型の個体の成長履歴では, 5歳で80cm, 15歳で150cmと推定されている (Fannon *et al.*, 1990)。

雌雄比, 成熟状態, 産卵生態 天然海域において成熟個体を採集したという報告は, 雄雌ともない。地中海のサルジニア海南部における採集個体の組織学的な観察結果があるが, 成熟個体は発見されていない (Cau and Manconi, 1984)。大西洋フランス西岸での延縄漁業による漁獲物は全て雌であるが, これらの生殖腺指数 (GSI) は0.04~4.78と低く, ビデロゲニン (VitG) レベルも低かった (Correia *et al.*, 2002)。アイルランド南岸における漁獲物も全て雌であり, GSIは0.53~7.05で, 秋から冬に上昇するものの, 卵巣内の卵径は最大0.45mmであり, 成熟期のものは確認されていない (Lythgore and Lythgore, 1975)。

産卵場 産卵場は, 成熟個体や幼齢の仔魚が採集さ

れていないため不明である。先述したように, 地中海における調査で成熟個体は認められなかったものの, Cau and Manconi (1984) は地中海イタリア西沖のサルジニア海南部において, 生殖腺が比較的発達した雌雄の個体が分布していることから, 本種の産卵場がこの地中海のサルジニア海峡周辺水域の水深600-800m層であると推察している。また, 仔魚の分布状況を基に推定された産卵場としては, 大西洋北部中央部 (Strehlow *et al.*, 1998), 大西洋北部中央部ポルトガル沖のアズレス島周辺 (Correia *et al.*, 2006; Correia *et al.*, 2003; Correia *et al.*, 2002) がある。

Schmidt (1931) は, 北大西洋で2500個体の *C. conger* 仔魚を採集した。特に, 孵化後間もない全長10mmの仔魚を西部大西洋のサルガッソ海で確認した。したがって, 本種の産卵場は, 地中海から西部大西洋にかけて広く形成されていると記載した。しかし, McCleave and Miller (1994) は, サルガッソ海において広範囲に採集調査を行い, *C. oceanicus* と *C. triporiceps* の仔魚を30mmの個体も含めて各々419個体, 236個体採集した。種不明の *Conger* 属仔魚が2個体採集されたが, 上記2種以外では *C. esculentus* が53個体出現したのみで, *C. conger* は認められなかった。さらに McCleave and Miller (1994) は, Schmidt (1931) が分類形質として用いたと考えられる体側の黒色素胞について改めて計数したところ, *C. triporiceps* の色素

胞の数は*C. conger*と重なっており、Schmidt (1931) がサルガッソ海で採集した仔魚は*C. triporiceps*であると結論づけた。実際に全長30mm以下の*C. conger*は、サルガッソ海のみならず、未だどの海域でも採集されていない。

集団構造 Correia *et al.* (2006) は、北東大西洋の6水域から採集された40個体の仔魚のミトコンドリアDNAを解析している。検出された28ハプロタイプは同じハプロタイプが広く分布しているとしたが、水域間で塩基配列の差異があったとして、同水域の*C. conger*は単一の任意交配集団ではないものと推察した。この結果は、前述の仔魚の耳石日周輪から推定した産卵期が非常に長期にわたるという結果とも矛盾しない。しかし、地域間の遺伝的差異は、有意であったとしても非常に小さな差異であり、またサンプル数も少ないことから、*C. conger*の集団構造を説明するには不十分であり、さらに検討が必要と思われる。日本沿岸のマアナゴについてもKimura *et al.* (2004) が、遺伝マーカーを基に複数の繁殖集団の存在を示唆している。しかし、現在のところ産卵場が各地に散在していることを支持する生態的な知見は得られていない。

Conger oceanicus American conger

漁獲量 FAOの統計資料(FAO, 2006)によると、漁獲量(2000年~2004年の平均)の合計は41tであり、*C. conger*の0.5%以下である。この量の差異が、大西洋の東側に分布し、ヨーロッパ諸国で利用される*C. conger*との利用規模の差に起因するのか、資源レベル自体に起因するのかは、不明である。

分布(幼魚, 未成魚) コッド岬(マサチューセッツ)からフロリダに至る大西洋西部沿岸およびメキシコ湾に分布している(Richard *et al.*, 1986) (Fig. 2)。

年齢, 成長 ニュージャージー沿岸で21~49cmの個体が分布するが、沖合では50~125cmの大型の個体が生息している(Levy *et al.*, 1988)。年齢については、耳石薄片法によって査定が行われており、ジョージバンク沿岸(湾内)で18~67cmの個体が2歳から7歳魚であること、沖合(大西洋中央部の水深120~260m)では体長が48~123cm、年齢が3歳から13歳魚となり(Hood *et al.*, 1988)、やはり沖合ほど大型化・高齢化する現象が報告されている。

雌雄比, 成熟状態 雌雄比については、Hood *et al.* (1988) が前述のジョージバンク沿岸と大西洋中央部の沖合の比較を行っており、沿岸では、雄5:雌3、沖合では雌のみになることを明らかにしている。成熟個

体については、最も成熟の進んだ雄(体長23cm, GSI 33)が、水深95mの地点で確認されている。しかし雌については、ニューイングランド南部で採集された体長85cmの個体が、最も高いGSIをもっていたものの、その値は4であった(Hood *et al.*, 1988)。

産卵場 Hood *et al.* (1988) は、雌の成熟度からマサチューセッツニューイングランド南部に産卵場があるものと推定した。しかし、McCleave and Miller (1994) は、より直接的なデータを得ており、全長30mmの仔魚の分布を基に、サルガッソ海を中心とした亜熱帯収斂線が産卵場の北限であるとしている。

仔魚の分布 *C. oceanicus*の採集記録は比較的多く、アメリカ北縁のメーン湾(Jackson, 1953; Hauser, 1975)、ニュージャージー沿岸域(Bell *et al.*, 2003)、アメリカ中部のチェサピーク湾(Bigelow and Schroede, 1953)での採集記録があるが、いずれも80mm~100mmの比較的大きな個体である。McCleave and Miller (1994) は、アメリカ南部のサルガッソ海には*C. oceanicus*と*C. triporiceps*が分布しているのに対して、カリブ海では*C. triporiceps*のみであることを明らかにしている。なお、McCleave and Miller (1994) によって初めて30mm以下の個体が確認され、両種ともに2月と10月に多く採集されたことを報告している。さらに、仔魚の分布様式を基に、Bell *et al.* (2003) は、アメリカ北東のニュージャージーに接岸後に内湾で変態する回遊過程を示している。

「巨大あなご」について 1 mを超えるような巨大なアナゴ類が、時折、漁業もしくは遊漁により捕獲されている。メーン湾で全長210cm、体重54.4kgの*C. oceanicus*採集が報告されている(Bigelow and Schroede, 1953)。アイルランドの南東10kmの海域で全長200.2cm、体重54.1kg、GSI 5.9の*C. conger*が採集されている(Fannon *et al.*, 1990)。なお、5年間の飼育によって*C. conger*が40.5kgに達したという記録(Wheeler, 1969)がある他、Jenkins (1925) は、1904年9月のIllustrated London Newsという新聞に、全長270cm、体重72.5kgの*C. conger*のイラストが掲載されていることを紹介している。また、遊漁愛好団体"British Conger Club"のホームページ(<http://www.britishcongerclub.org.uk/>)を見ると、大型の*C. conger*が沿岸域で数多く釣獲されていることが分かる。British Conger Clubが世界記録と認めた最大個体の記録は、1995年に釣獲された60.2kgである。ちなみに本邦においては、大西洋のように2 mを超える個体に関する記載・報告はないが、女川湾で全

Table 1. Comparisons of the life history among Conger species inhabiting Atlantic Ocean and Japanese coastal sea

	<i>Conger conger</i>	<i>C. oceanicus</i>	<i>C. myriaster</i>	<i>C. japonicus</i>
Distribution of adult form	East side of the Atlantic Sea, the Mediterranean Sea, the Black Sea	West side of the Atlantic Sea, the Gulf of Mexico	Coastal seas of Japan, Korea, and China, and the East China Sea	South Japan
Habitats of male and female	Only female in continental shelf, whereas male and female in shallow coast	Only female in continental shelf, whereas male and female in shallow coast	Only female in continental shelf, whereas male and female in shallow coast ^{1, 2)}	Unknown
Matured adult	Not found	Not found	Not found	Not found
Age and growth	ca. 40 cm at 4 yrs, over 1 m at 8-10 yrs	ca. 60 cm at 3 yrs, over 1 m at 11 yrs	ca. 60 cm at 4 yrs ³⁾	Unknown
Spawning ground	Unknown	Sargasso Sea (estimated)	Unknown	Unknown
Distribution of early leptocephalus larvae	Not found	Larvae under 30mm in Sargasso Sea	Larvae of 22 mm in south off Okinawa Is., ⁴⁾ 46 mm in west off Okinawa Is., ⁵⁾ and 26 mm around Okinotori Is. ⁶⁾	Not found
Migration process of leptocephalus larvae	From offshore to shallow coast	From offshore to shallow coast, From warm to cold sea areas	From offshore to shallow coast, From warm to cold sea areas ⁵⁾	Unknown

¹⁾ Ishida et al., 2003, ²⁾ Gorie et al., 2004, ³⁾ Katayama et al., 2002, ⁴⁾ Ma et al., 2007, ⁵⁾ Kurogi 2006, ⁶⁾ Kurogi unpubli.

長127cmのマアナゴ（飯塚, 片山, 2004）、小笠原近海で全長159.2cm体重11.5kgのダイナンアナゴ（黒木, 未発表）、瀬戸内海で全長114cmのマアナゴ（波戸岡, 私信）が採集されている。以上のような巨大なアナゴからも生殖腺の成熟が進行した個体は得られておらず、アナゴ類の産卵生態は依然謎につつまれている。

まとめ

大西洋に分布する *Conger* 属の主要 2 種の生態研究をレビューしたが、成長様式（年齢組成、年齢と体長の関係）、雌雄の出現様式（沖合には雌だけが分布、高齢魚は雌のみ）、葉形仔魚の沿岸海域における出現様式（来遊時期、体長、浮遊期間）など、生態・生活史での本邦の *Conger* 属と共通する特徴が明らかとなった（Table 1.）。

太平洋と大西洋を通じて唯一 *Conger* 属の小型仔魚が多数採集されている *C. oceanicus* については、産卵場がサルガッソ海周辺にほぼ特定され、アメリカウナギ *Anguilla rostrata* と同様の湾流（Gulf stream）を介した仔魚回遊経路が推定されている（McCleave and Miller, 1994）。*C. oceanicus* の仔魚はアメリカ東海岸の北縁に位置するメーン湾といった水温の比較的低い海域に多く来遊していることから、サルガッソ海周辺の高水温域で生まれた後に低水温域の沿岸域へと移動回遊するということになり、マアナゴ仔魚の沿岸域への回遊機構（黒木, 2006）と類似する。このことは、太

平洋におけるウナギ *Anguilla japonica* とマアナゴ *C. myriaster* の仔魚回遊の相似を示唆するようで興味深い。大西洋における *C. oceanicus* の知見は、マアナゴ *C. myriaster* の産卵生態解明への重要なヒントとなるだろう。

一方、*C. conger* の産卵場は不明であるが、産卵場が Correia et al., (2006) 等が推察したとおり大西洋北部中央部ポルトガル沖のアゾレス島周辺にあるとすれば（仔魚の浮遊期間は約 1 年間と推定されており、更に南方の海域に産卵場がある可能性もある）、産卵場から仔魚が暖流を利用して移動・回遊し、低水温域（北部大西洋）で接岸し着底・変態するプロセスには、*C. oceanicus* と共通点があるかもしれない。また、*C. conger* は沿岸域で巨大な個体が多く見られるという点で、本邦のクロアナゴ *C. japonicus* やダイナンアナゴ *C. erebennus* に似ており、生活史においても共通点がある可能性がある。ただ、本邦の *Conger* 属魚類のうちマアナゴ以外の生態はほとんど未解明であり、さらに分類にも混乱がある（波戸岡, 2001）。大西洋と太平洋の *Conger* 属魚類の生活史比較をさらに進めるには、まず本邦産 *Conger* 属の分類の混乱を解消する必要があるだろう。

大西洋の西側に *C. oceanicus*、東側に *C. conger* が分布しているという配置になっているものの、西岸境界流（湾流）とそれに続く大循環流の一部（北大西洋海流）という視点で見ると、上流側に *C. oceanicus*、下流側に *C. conger* が分布していると捉えることができ

る（さらに上流には*C. triporiceps*が分布）。したがって、同じく西岸境界流（黒潮）の下流側から上流側に順に分布しているダイナンアナゴ、マアナゴ、キリアナゴと*C. conger*, *C. oceanicus*, *C. triporiceps*との共通点、相違点を整理することは各々の生態・生活史を理解するうえでのヒントになるであろう。つまり、西岸境界流（とそれに続く暖流）を利用して葉形仔魚が移動し、その流れから離脱、そして接岸、着底・変態という来遊過程は、*Conger*属に共通した過程である可能性がある。そして、種による産卵場の地理的な違いや、浮遊仔魚の環境要求の差異によって、分布域のずれが生じるのかもしれない。

今後は、想定される産卵場から、着底・変態する海域に移動・回遊する過程における、海洋学的なアプローチが必要であろう。この海洋学的なアプローチは、当然マアナゴの来遊機構解明に有用な情報になるのみならず、黒潮を利用して太平洋岸に加入する他の多く魚種についても重要な課題である。

謝 辞

本総説を取りまとめるきっかけをいただき、投稿を薦めていただいた東京海洋大学・東海正教授に厚く御礼申し上げます。また、マアナゴを中心とした日本産アナゴ類の漁業、資源、生態研究の近年の進展は、1997年から毎年開催されている「アナゴ漁業資源研究会」における情報交換と議論を抜きには考えられない。研究会の参加の皆様は心より感謝申し上げます。なお、中央水産研究所・浅海増殖部の佐藤真弓さんには、本稿の図版作成にご協力をいただいた。御礼申し上げます。

文 献

- Antunes C. and Correia A. T., 2003: Sagitta microstructure of European conger eel, *Conger conger* (L.), leptocephali compared with leptocephali of the eel, *Anguilla anguilla* (L.). *Arch. Fish. Mar. Res.*, **50**, 227-237.
- Bauchot M. L. and Saldanha L., 1986: Congridae, in "Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean" (ed. by Whitehead P. J. P., Bauchot M. L., Hureau J. C., Nielsen J. and Tortonese E.), Vol. 1, UNESCO, Paris, pp. 567-574.
- Bell G. W., Witting D. A. and Able K. W., 2003: Aspects of metamorphosis and habitat use in the conger eel, *Conger oceanicus*. *Copeia*, **3**, 544-552.
- Bigelow H. B. and Schroede W. C., Fishes of the Gulf of Maine. *Fish. Bull. U.S.*, **52**, 154-157.
- Cau A. and Manconi P., 1984: Relationship of feeding, reproductive cycle and bathymetric distribution in *Conger conger*. *Mar. Biol.*, **81**, 147-151.
- Correia A. T., Antunes C. and Coimbra J., 2002: Aspects of the early life history of the European conger eel (*Conger conger*) inferred from the otolith microstructure of metamorphic larvae. *Mar. Biol.*, **140**, 165-173.
- Correia A. T., Antunes C., Isidro E. J. and Coimbra J., 2003: Changes in otolith microstructure and microchemistry during larval development of the European conger eel (*Conger conger*). *Mar. Biol.*, **142**, 777-789.
- Correia A. T., Antunes C., Wilson J. M. and Coimbra J., 2006: An evaluation of the otolith characteristics of *Conger conger* during metamorphosis. *J. Fish Biol.*, **68**, 99-119.
- Correia A. T., Faria R., Alexandrino P., Antunes C., Isidro E. J. and Coimbra J., 2006: Evidence for genetic differentiation in the European conger eel *Conger conger* based on mitochondrial DNA analysis. *Fish. Sci.*, **72**, 20-27.
- Correia A. T., Isidro E. J., Antunes C. and Coimbra J., 2002: Age, growth, distribution and aspects of *Conger conger* leptocephali collected in the Azores, based on otolith analysis of premetamorphic specimens. *Mar. Biol.*, **141**, 1141-1151.
- Fannon E. and Fahy E., 1990: O'Reilly R. Maturation in female conger eel, *Conger conger* (L.). *J. Fish Biol.*, **36**, 275-276.
- FAO, 1978-2006: FAO yearbook, Fishery statistics, Capture production 1977-2004, **44-98**.
- Gorie S., Tanda M., and Katayama S., 2004: Age and growth of white-spotted conger, *Conger myriaster*, collected in Northeeast Harima Nada, Seto Inland Sea. *Suisanzoshoku*, **54**, 407-411.
- 波戸岡清峰, 1993: アナゴ科; 日本産魚類検索 (中坊徹次 編). 東海大学出版会. 東京. 186-192.
- 波戸岡清峰, 2001: アナゴ科魚類の分類と分布. 月刊海洋, **33** (8): 529-535.
- Hauser W. J., 1975: Occurrence of two congridae leptocephali in an estuary. *Fish. Bull. U.S.*, **73**, 444-445.
- Hood P. B., Able K. W. and Grimes C. B., 1988: Biology

- of the conger eel *Conger oceanicus* in the Mid-Atlantic Bight. 1., Distribution, age, growth and reproduction. *Mar. Biol.* **98**, 587-596.
- 飯塚景記, 片山知史, 2004: 女川湾の特大マアナゴについて, マアナゴ資源と漁業の現状, 日本水産資源保護協会, 東京, 192pp.
- 石田敏則, 山廻邊昭文, 後藤勝彌, 片山知史, 望岡典隆, 2003: 常磐海域におけるマアナゴについて, 福島水試研報, **11**, 65-79.
- Jackson C. F., 1953: Occurrence of the conger eel, *Conger oceanicus*, in the Gulf of Maine. *Copeia*, **4**, 237-239.
- Jenkins J. T., 1925: The fishes of the British Isles, both fresh water and salt, Frederick Warne, Ltd., London, pp. 273-275.
- Katayama S., Ishida T., Goto K., Iizuka K., and Karita K., 2002: A new aging technique of UV light observation of burnt otolith for Conger eel, *Conger myriaster*, *Ichthyol. Res.*, **49**, 81-84.
- 片山知史, 2006: 広域沿岸底魚資源・マアナゴの生態と資源管理. 東北底魚研究, **26**, 92-97.
- Kimura Y., Ishikawa S., Tokai T., Nishida M. and Tsukamoto K., 2004: Early life history characteristics and genetic homogeneity of *Conger myriaster* leptocephali along the east coast of central Japan. *Fish. Res.*, **70**, 61-69.
- 黒木洋明, 2006: マアナゴ (*Conger myriaster*) 葉形仔魚の沿岸域への回遊機構に関する研究, 博士論文, 九州大学, 福岡.
- 黒木洋明, 片山知史, 2006: 黒潮を介した大回遊. どこからどこまで行くのだろうか? 謎の多い「ノレソレ」の生態, 「魚類環境生態学入門- 溪流から深海まで, 魚と棲みかのインターアクション」(猿渡敏郎編), 東海大学出版会, 東京, pp. 224-243.
- Levy A., Able K. W., Grimes C.B. and Hood P., 1988: Biology of the conger eel *Conger oceanicus* in the Mid-Atlantic Bight. 2. Foods and feeding ecology. *Mar. Biol.*, **98**, 597-600.
- Lythgore J. and Lythgore G., 1975: Fishes of the Sea, the Coastal Waters of the British Isles, Northern Europe and the Mediterranean, Blandford Press, London, pp. 63.
- Ma T., Miller M. J., Aoyama J. and Tsukamoto K., 2007: Genetic identification of *Conger myriaster* leptocephali in East China Sea. *Fish. Sci.*, **73**, 989-994.
- McCleave J. D. and Miller M. J., 1994: Spawning of *Conger oceanicus* and *Conger triporiceps* (Congridae) in the Sargasso Sea and subsequent distribution of leptocephali. *Env. Biol. Fish.*, **39**, 339-355.
- 望岡典隆, 2001: マアナゴの初期生態. 月刊海洋, **33** (8): 536-539.
- 望岡典隆, 東海正, 2001: マアナゴの資源生態と漁業. 月刊海洋, **33** (8): 525-528.
- O'Sullivan S., Moriarty C., FitzGerald R. D., Davenport J. and Mulcahy M. F., 2003: Age, growth and reproductive status of the European conger eel, *Conger conger* (L.) in Irish coastal waters. *Fish. Res.*, **64**, 55-69.
- 落合明, 田中克, 1986: マアナゴ; 魚類学 (下). 恒星社厚生閣. 東京. 576-582.
- Richard R. C., Ray G. C. and Douglass J., 1986: A field guide to Atlantic Coast fishes of North America, Houghton Mifflin Company, New York, pp. 324.
- Sbaihi M., Fouchereau-Peron M., Meunier F., Elie P., Mayer I., Burzawa-Gerard E., Vidal B. and Dufour S., 2001: Reproductive biology of the conger eel from the south coast of Brittany, France and comparison with the European eel. *J. Fish Biol.*, **59**, 302-318.
- Shimidt J., 1931: Eels and conger eels of the North Atlantic. *Nature*, **12**, 602-604.
- Strehlow B., Antunes C., Niermann U. and Tesch F. W., 1998: Distribution and ecological aspects of leptocephali collected 1979-1994 in North and Central Atlantic 1, Congridae. *Helgol. Meeresunter*, **52**, 85-102.
- 高井徹, 1959: 日本産重要ウナギ目魚類の形態、生態および増殖に関する研究. 水講研報. **8**: 1-340.
- Wheeler A., 1969: The fishes of the British Isles and northern Europe, Macmillan, London, pp. 229-230.

ビデオプランクトンレコーダーを用いた親潮域～黒潮親潮移行域におけるメソ動物プランクトン群集構造の解析に関する研究*¹

市川 忠史*²

Analysis of the community structure of meso-zooplankton in the Oyashio and Transition Zone using Video Plankton Recorder (VPRII)

Tadafumi ICHIKAWA

Abstract Accurate estimation of the biomass, community structure and relative distribution in the water column of meso-zooplankton that play various important roles ranging from the cycling of matter, biological production, and as prey of fish resources is essential for understanding the dynamics of the marine ecosystem. However, conventional methods such as using plankton nets have various biases in relation to estimating the biomass and the distribution structure, especially for fragile plankton groups. Apart from these potential biases of conventional methods, sample sorting is time consuming and laborious. To overcome such problems, the aim of this study was to establish the observational and analytical methods using a new Video Plankton Recorder (VPRII), which has previously not been used in Japan, and with the results, to allow a more accurate estimation of the biomass of Cnidaria and Ctenophore, which are important predators. Furthermore the detailed vertical distributed structure of meso-zooplankton such as Copepoda, and then to discuss the community structure and biological interrelationship of meso-zooplankton.

1. To determine the conditions for obtaining clear images using VPRII and to review the methods needed for obtaining quantitative data, laboratory experiments using copepods and jellyfish were performed. The suitable setting range of parameters was found to be different between copepods and jellyfish, and the depth of field was different for the two plankton taxa when the best setting range of parameters for each taxon was used. Since our ROI (region of interest) extraction procedure could select the best setting range of parameters and could sort out the recorded images of plankton in a given depth of field determined by the brightness gradient of the image, VPRII can acquire in-focus and clear plankton images and can provide a better estimate of the plankton abundance including gelatinous taxa by setting up the parameters to record the out-focus objects in the field of view. Development of the method within the constant image volume objectively allowed the acquisition of high precision quantitative VPRII data.

2. To assess the utility of the VPRII for determining the zooplankton population structure, the

2007年12月13日受理 (Received on December 13, 2007)

*¹ 東京大学審査学位論文 (掲載に際し投稿規定に沿って一部修正した)

*² 中央水産研究所 〒236-8648 横浜市中区金沢区福浦 2-12-4

(National Research Institute of Fisheries Science, 2-12-1, Fukuura, Kanazawa, Yokohama 236-8648, Japan)

images collected from VPRII were compared with the traditional zooplankton sampling method of MOCNESS in the Oyashio and Transition Zone off the Sanriku coast, eastern part of Japan. The correlations between the abundance measured by VPRII images and MOCNESS samples of Copepoda that were undamaged by MOCNESS sampling were statistically significant ($p < 0.5$) when the probability of non-detection was less than 0.05 with VPRII. However for fragile members of the community, the Hydrozoa and Ctenophora abundances estimated from VPRII images were almost all higher than the MOCNESS samples. Chaetognatha, Siphonophora, Thaliacea-Doliolida, and Appendicularia showed more variability where the density was higher from VPR than MOCNESS and vice versa. This variability in results was considered to be affected by the patchy distribution pattern and escape behavior of plankton, also by technical problems such as visual field and illumination of the VPRII.

3. To examine and compare the biomass and detail the vertical distribution of Hydrozoa and Ctenophora, VPRII and plankton net were towed from 25 to 500m depth during July 2003 and June to July 2004 at 5 stations in the Oyashio and Transition zone off the Joban, Sanriku and Eastern Hokkaido coast, Japan. In comparison of Hydrozoa and Ctenophora biomass estimated from VPRII images and plankton net samples averaged over 25 to 500m, biomass estimates from VPRII were from 0.002 to 0.106 mgC/m³ (mean $\pm$ standard deviation = 0.035 ± 0.031 , $n = 40$) and these biomasses were 14 times higher (0.3 to 260, standard deviation = 43.8, $n = 40$) than estimates using the plankton net samples, showing that the results by conventional net collection underestimated the biomass by ca. 1 order of magnitude. The ratio of Hydrozoa and Ctenophora to Copepoda biomass was from 0.01 to 5.13%. The depth over 1 % corresponded to the distribution maximum layer of Hydrozoa or Ctenophore. The proportion of food requirement of Hydrozoa and Ctenophore for the production of Copepoda was as low as 1.5% to 5.4%; however, the role of patchiness of jellyfish in relation to the estimate of biomass requires further study.

4. We obtained the detailed vertical distribution of zooplankton community such as Hydrozoa, Ctenophore, and Copepoda in the Oyashio and Transition Zone, and discussed the effects of water mass structure on the zooplankton community and the biological interrelationship. The vertical distribution of Copepoda was continuous, and multiple distribution maximum layers occurred within the North Pacific Intermediate Water (NPIW) in the deeper points from the surface and discontinuity layer, while the vertical distributions of Hydrozoa and Ctenophore were intermittent and showed a more patchy distribution. The distribution maximum layer of Copepoda within NPIW occurred deeper than the salinity and water temperature minimum (deeper than $26.7 \sigma_\theta$), and tended to appear in the near $26.8 \sigma_\theta$ and directly under the water mass where water mass was considered to be horizontally advected. Radiolaria showed the same distribution as Copepoda within NPIW. The results of the vertical distribution of suspended particles and review of past study cases demonstrated that the distribution maximum of Copepoda in the intermediate layer was probably affected by the water mass structure as well as Radiolaria and suspended particles, and might be related with the trophic environment. Observations using VPRII showed that the zooplankton community structure can be analyzed in new view point.

Key Words: Video Plankton Recorder (VPR) , zooplankton, community structure, Hydrozoa, Ctenophora

目 次

1. 緒 論
 - 1.1. 海洋における動物プランクトン群集の重要性
 - 1.2. 動物プランクトン群集の分布構造の把握における問題点
 - 1.3. 画像記録による動物プランクトンの計測
 - 1.4. 親潮域および黒潮親潮移行域におけるVPR観測の意義
 - 1.5. 本研究の目的
2. 動物プランクトン計測測器 ―特に光学系測器を中心に―
 - 2.1. はじめに
 - 2.2. 粒子検出系
 - 2.3. 画像記録系
 - 2.3.1. VPR
 - 2.3.2. UVP
 - 2.3.3. ZOOVIS
 - 2.3.4. SIPPER
 - 2.4. 画像データの解析
3. VPR II における画像取得パラメーターの特性
 - 3.1. はじめに
 - 3.2. VPR II の画像取得パラメーターについて
 - 3.3. 方 法
 - 3.3.1. 実験装置の概要
 - 3.3.2. プランクトン分類群とパラメーターの関係
 - 3.3.3. DOFの客観的な判断
 - 3.4. 結 果
 - 3.4.1. プランクトン分類群とパラメーターとの関係
 - 3.4.2. 合焦範囲
 - 3.4.3. 合焦範囲とプランクトン分類群のパラメーターの関係
 - 3.5. 考 察
4. メソ動物プランクトンの個体数密度把握におけるVPR II とMOCNESSとの比較
 - 4.1. はじめに
 - 4.2. 方 法
 - 4.2.1. 観測
 - 4.2.2. VPR II およびプランクトンネット試料の解析
 - 4.3. 結 果
 - 4.3.1. 海況
 - 4.3.2. VPR II とプランクトンネットの個体数密度の比較
 - 4.3.3. カイアシ類、ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の個体数密度
 - 4.3.4. ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の大きさ別個体数密度
 - 4.4. 考 察
 - 4.4.1. VPR II とプランクトンネットとの比較
 - 4.4.2. VPR II によるヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の個体数密度
5. VPR II を用いた親潮域および黒潮親潮移行域の表中層におけるメソ動物プランクトンの現存量および鉛直分布特性
 - 5.1. はじめに
 - 5.2. 方 法
 - 5.2.1. 観測

- 5.2.2. VPR II データの解析
 - 5.2.3. ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の現存量の計測
 - 5.2.4. プランクトンネット採集試料の解析
 - 5.3. 結 果
 - 5.3.1. 海洋構造
 - 5.3.2. ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の鉛直分布
 - 5.3.3. クラゲ・クシクラゲ類の現存量および餌料要求量
 - 5.3.4. カイアシ類, 放散虫類および懸濁粒子の鉛直分布
 - 5.3.5. 中層における分布極大層と物理構造
 - 5.4. 考 察
 - 5.4.1. ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の現存量
 - 5.4.2. ヒドロクラゲ類, クシクラゲ類の鉛直分布
 - 5.4.3. 表層におけるカイアシ類の鉛直分布構造
 - 5.4.4. 中層におけるカイアシ類, 放散虫類および懸濁粒子の鉛直分布
 - 6. 総合考察
 - 6.1. VPR II におけるデータの信頼性
 - 6.2. プランクトンの群集構造
- 要 約
- 謝 辞
- 引用文献
- 付 図 - VPR II で記録されたプランクトン -

第1章 緒 論

1.1. 海洋における動物プランクトン群集の重要性

近年, 地球温暖化や気候変動などの地球規模の環境変動が動物プランクトンを含む海洋生態系に影響を及ぼすことが指摘されている (Ottersen *et al.*, 2001; Edwards and Richardson, 2004; Richardson and Schoeman, 2004)。例えば1955~1980年のベーリング海では, 風力の増加に伴って動物プランクトン現存量が約2倍増加し (Brodeur and Ware, 1992), 逆にカリフォルニア沖では, 1951~1993年に水温の上昇に対して動物プランクトン現存量が約80%減少したことが示されている (Roemmich and McGowan, 1995)。大西洋では気候変動と関係したクラゲ類現存量の増加が報告されている (Lynam *et al.*, 2004; 2005)。海洋生態系において, メソ動物プランクトンは基礎生産者から高次生産者への橋渡しとして重要な生態学的位置を占め (谷口, 1986a), 海洋生態系における物質輸送, 生物生産および魚類資源の加入の仲介者としての鍵となる生物群である (Lenz, 2000)。したがって, 気候変動と関係して海洋生態系がどのように変動するのか明らかにし, その影響を評価するためには, 鍵となるメソ動物プランクトン群集の種組成, 分布特性あるいは現存量に関するデータと知見を蓄積することが不可欠であ

る。

メソ動物プランクトンは, 魚類資源にとって直接の餌料として重要な存在であるとともに, 仔稚魚に対しては, 餌料をめぐる競合者あるいは捕食者としての地位にある。ペルー沖のカタクチイワシや太平洋のヘイク, 北海のニシンなどでは, 加入量や再生産率の変動が動物プランクトンの現存量や種組成の変化と関係すること (Cushing, 1995), 動物プランクトンの分類群組成や体長組成は魚類の成長, 加入, 生産に影響を及ぼすことが指摘されている (Flinkman *et al.*, 1998; 高橋, 2001; Parsons and Lalli, 1988)。また, 仔稚魚の捕食者としてのクラゲ類, クシクラゲ類の重要性も報告されている (Arai, 1988)。メソ動物プランクトンの現存量を把握し, 分布構造と群集構造を明らかにすること, さらに変動機構を解明し, 他生物への影響を明らかにしていくことは, 生態研究のみならず水産資源の研究において重要な課題である。

気候変動や魚類資源の変動と対応して, 水温, 塩分のような物理環境データ, あるいはクロロフィルとして代表される基礎生産者のデータについては, 近年, 測器の発展とともに長期変動の解析, あるいは海盆規模 (basin scale), 全球規模 (global scale) での解析が行われている (Platt *et al.*, 1995)。しかし, 生態系の変動機構を明らかにする上で不可欠な動物プランクトンの現存量や分布構造に関するデータの解析例は少な

い。長期、広域に渡る観測例が他の観測に較べて少ないことはもちろんであるが、採集された試料がデータ化されていないこと、従来の採集手法だけでは定量化が困難な場合があるためと推察される。

1.2. 動物プランクトン群集の分布構造の把握における問題点

動物プランクトンの分布は一様でなく、ミリメートルからキロメートルの尺度で群集団 (swarm) を形成する (Lalli and Parsons, 1997)。動物プランクトンの採集における基本的な手法として、プランクトンネットが用いられてきた。プランクトンネットでは、曳網距離を伸ばすことで個々の群集団を抱合した採集が可能であるが、濾水量の増大と引き換えに詳細な分布構造が分からなくなるという二反性を持つ。また、プランクトンネットによる採集では水平的には10 m、鉛直的には5 m以下の空間分解能での採取は困難である (Davis *et al.*, 1992)。高い空間分解能で計測可能な測器による観測で物理あるいは化学的な成分は、1~1000 mの尺度で変動することが示され (Haury and Wiebe, 1982)、こうした変動がプランクトンの分布と相関があることが示されているにもかかわらず (Donaghay *et al.*, 1992)、個々の生物にとって生態学的に意味のある空間の尺度で動物プランクトンを直接観測することは困難な場合が多い。一方、ある海域における平均的な現存量や変動を把握する場合においても、例えば、人工衛星からの遠隔探査によるクロロフィル量の把握のように広域の定量化は難しい。さらに、採集後のプランクトンの選別および計数・計測作業に要する労力と時間も、動物プランクトン群集の現存量を把握する上での障害となっている。

クラゲ類 (Cnidaria)、クシクラゲ類 (Ctenophora) は魚類卵稚仔魚の捕食者として、あるいは餌をめぐる競合者としての位置を占めるだけでなく (Mills, 1995; Shiganova and Bulgakova, 2000)、魚類 (Runge *et al.*, 1987; Mianzan, 2001)、中層の甲殻類 (Nishida *et al.*, 1988; Moore *et al.*, 1993)、ウミガメ類 (Salmon *et al.*, 2004) および海鳥 (Harrison, 1984) も餌料としてクラゲ類を利用している。中・深層生態系では、*Oncaea* 科などのカイアシ類 (Copepoda) とともにゼラチン質プランクトンが現存量において優占し (Hunt and Lindsay, 1999)、クラゲ類、クシクラゲ類の生物量、多様性は表層よりも中・深層で大きくなる (Mackie, 1985)。また、宿主 (Harbison *et al.*, 1977) としてクラゲ類は他生物にも利用されるなど海洋生態系の中で重要な位置を占める。しかし、小型で脆弱なゼラチン

質プランクトンは採集時に壊れやすく (Harbison *et al.*, 1978; Falkenhaug, 1996; Warren *et al.*, 2001)、また採集後の固定により収縮・溶解するため (Nishikawa and Terazaki, 1996; Kasuya *et al.*, 2000; Postel *et al.*, 2000; Thibault-Botha and Bowen, 2004)、プランクトンネットによる採集では正確な分布や現存量の把握が難しい。従来の採集手法によるゼラチン質プランクトンの現存量や生態系における役割は過小評価の可能性が高いことも指摘されている (Remsen *et al.*, 2004)。

1.3. 画像記録による動物プランクトンの計測

前節で述べたように、従来、一般的に用いられてきたプランクトンネットによる採集だけでは、正確なプランクトンの現存量の把握、あるいは詳細な分布構造の解明には不十分な場合が多い。こうした問題を解決するため、メソ動物プランクトンを計測し、迅速に定量化する試みが多くなされている。特に20世紀の最後の20年は電子機器の発達と共に多くの測器が考案、開発されてきた (Wiebe and Benfield, 2003)。現在、プランクトンネットによる採集以外では、計量魚群探知器やドップラー流向流速計 (Acoustic Doppler Current Profiler, ADCP) などの音響系を利用した測器、そして光学系を利用した測器の2つに大別できる (Sameoto *et al.*, 2000)。音響系の測器に比べ、光学系の測器、特にプランクトンを画像として記録する画像記録系の測器は、プランクトンの種、分類群や生態に関する情報が得られることから、動物プランクトン群集の現存量や分布構造の把握に有効な測器と考えられる。

画像記録系の測器の中で、動物プランクトンの分布構造の解明や現存量把握に関しては、ウッズホール海洋研究所 (Woods Hole Oceanographic Institution, WHOI) で開発されたビデオプランクトンレコーダー (Video Plankton Recorder, VPR; Davis *et al.*, 1992; 詳細は第2章参照) を利用した研究報告が最も多い。U. S. GLOBECのGeorges Bank Programにおける動物プランクトン微細分布構造と海洋構造との関係の解析 (Benfield *et al.*, 1996; Davis *et al.*, 1996; Gallger *et al.*, 1996; Norrbin *et al.*, 1996)、動物プランクトンの行動に関する研究 (Benfield *et al.*, 2000; Gallger *et al.*, 2004) などで利用されている。VPRは、1秒間に25フレーム (Frames) 以上の速度でプランクトン画像を記録することが可能であり、同時に、画像が記録された深度における水温、塩分などの環境データも取得できる。したがって、1m以下の微細な空間の尺度でプランクトンの分布構造が把握できるとともに、ネット採集では破損しやすいゼラチン質プランクトンの現存量

の把握に対しても有効な測器であると考えられる。さらに、VPRで記録されたプランクトン画像はデジタルデータとして保存されるため、画像解析による自動選別や自動計測が可能で (Davis *et al.*, 2004), プランクトン計測の省力化につながる可能性を併せ持つとともに、ネット採集試料に較べて小さい空間で試料 (画像データ) を保管できる。しかし、VPR自身は現在も改良・開発が継続されている測器であり、その利用は開発元のWHOIが中心で使用説明書なども一般化されていない。また、主に北大西洋のGeorges Bankにおいて利用されてきたため、日本周辺海域はもちろん、他の海域における事例も限られている。

1.4. 親潮域および黒潮親潮移行域におけるVPR観測の意義

親潮域および黒潮親潮移行域 (以下、移行域) は多獲性浮魚類の重要な索餌海域であり、初夏から秋にかけて多くの魚類が来遊し漁業生産にとって重要な海域である。親潮域および移行域においては動物プランクトン現存量の変動とサンマの漁獲変動の同調 (小達, 1994), 移行域と隣接する黒潮続流域では水温とカタクチイワシの生残との関係 (高橋, 2001) が指摘され、マイワシやサンマといった小型浮魚の資源量を定める鍵となるエリアであることが示唆されている (Noto and Yasuda, 1999; Tian *et al.*, 2002)。この海域においては、国および地方自治体の試験研究機関によって1950年代から浮魚資源の餌料環境調査や定線調査が行われており (大関・木村, 2002), 過去40年分の試料の解析により動物プランクトン種組成や湿重量が10年以上の周期で変動することが示されている (小達, 1994; Tadokoro *et al.*, 2005; Chiba *et al.*, 2006)。しかし、その大半は網目幅0.3 mmのプランクトンネットによる150 m以浅の鉛直曳網によって得られたもので、鉛直分布構造が把握できないばかりでなく、甲殻類プランクトンが過大評価されている可能性が否定できない (Gallienne and Robins, 2001; Remsen *et al.*, 2004)。さらに、仔稚魚の捕食者として重要と考えられるゼラチン質プランクトン、特にクラゲ類およびクシクラゲ類に関しては採集が困難なことから定量的なデータがほとんどない (豊川, 2001)。動物プランクトンの選別および計数・計測作業には多大な労力と時間を必要とするため、多くのデータが湿重量または沈殿量として記録されているに過ぎず (小達, 1994; Hirota and Hasegawa, 1999), 仔稚魚の餌料として考える上で重要なサイズに関する情報が少ない。VPRを利用することで、プランクトンネットによる採集だけでは得られ

ないような壊れやすいプランクトンの正確な現存量把握の可能性があるばかりでなく、プランクトンの選別および計数・計測作業においても、省力化が図れると考えられる。

一方、親潮域、移行域では北太平洋中層水 (North Pacific Intermediate Water, NPIW) を通じた人為起源の炭素の輸送の場 (Tsunogai *et al.*, 1993; Ono *et al.*, 2000) としての重要性が示唆されている。親潮域、移行域では季節的鉛直移動を行う *Neocalanus* 属、*Eucalanus* 属の現存量が大きく (小達, 1994), 摂餌期以外はほぼ周年中層に存在する (Kobari and Ikeda, 1999; Tsuda *et al.*, 1999, 2001; Kobari *et al.*, 2003)。大型カイアシ類による炭素の鉛直輸送の重要性 (Kobari *et al.*, 2003) も含め、表層から中深層への物質の鉛直輸送に関わる動物プランクトンの割合は150mまでは沈降粒子の43%, 1000mでは110%との試算もある (齊藤, 2007)。こうした物質循環過程を把握し、輸送される物質量を正確に見積もるためには、カイアシ類などの生物量も水温、塩分あるいは密度といった物理化学的な成分と同じ数メートル以下の微細な空間の尺度で把握することが不可欠である。しかし、従来のプランクトン採集手法だけで、物理化学的な成分と同じ尺度でプランクトンの分布構造を解析することは難しい。VPRでは、プランクトンネットによる採集だけでは得られないような1メートル以下の微細な分布構造の把握が可能であるばかりでなく、デジタルデータである利点を生かし、水深以外の物理スケールでプランクトンの分布を再構築することも可能となる。

1.5. 本研究の目的

本研究では、メソ動物プランクトンの群集構造を現存量ならびに分布構造の観点から解析するにあたり、国内では使用例がない画像記録系の測器のひとつであるビデオプランクトンレコーダー (Video Plankton Recorder, VPR) を用いた。VPR開発時に明確な対象とされていなかったゼラチン質プランクトン、中でもクラゲ類、クシクラゲ類を対象とした観測手法ならびに解析手法の確立を目的の一つとした。また、日本周辺海域のメソ動物プランクトン群集を対象に、プランクトンネットによる採集結果ならびにVPR自身が持つ問題点を明らかにし、それぞれの有効な活用手法について検討した。さらに、その成果を元にして、水産資源的に、また環境変動に関わる物質循環の点からも重要な海域と考えられる親潮域、黒潮親潮移行域において、捕食者として重要なクラゲ類、クシクラゲ類の正確な現存量に見積もること、メソ動物プランクトン群

集の鉛直分布構造を高い空間分解能で解析することを目的とした。

本章に続く第2章では、VPRが含まれる光学系を利用した動物プランクトン計測測器について概要を述べ、発展の経緯ならびに問題点を示すとともに、VPRと他の光学系測器との相違を明示し、本研究でVPRを選択した理由を述べた。第3章では、VPRを用いて動物プランクトン現存量を精度良く見積もるために必要な較正の手法ならびに画像取得に必要な条件値（パラメーター）について検討した。第4章では、VPRで取得されたデータと従来の手法であるプランクトンネットによる採集結果を比較し、VPRデータの有効性の検証および問題点の把握を行った。第5章では、VPRおよびプランクトンネット双方のデータを用いて、親潮域から黒潮親潮移行域の表層から中層に分布するメソ動物プランクトンの現存量および詳細な鉛直分布構造を明らかにした。第6章では、第3章から第5章で得られた諸知見に基づき、VPRを利用したメソ動物プランクトン群集構造の解析への可能性ならびにメソ動物プランクトン群集内における生物相互関係について考察した。

2章 動物プランクトン計測測器 一特に光学系測器を中心にー

2.1. はじめに

メソ・マクロ動物プランクトンの群集構造を分布構造および現存量の観点から明らかにするため、従来から慣習的に行われてきたのはプランクトンネットによる採集と、顕微鏡下における採集試料の選別および計数・計測である。プランクトンの採集はV.Hensenによって定量研究法の考案と標準化がなされた（谷口, 1986b; Wiebe and Benfield, 2003）。その後、様々な網目幅の規格化や開口比が検討されると同時に、プランクトンネットの形態も非開閉式ネット、開閉式ネット（多くはメッセンジャーによる）、連続採集装置（CPRやLHPR）、高速採集装置（Gulfシリーズ）、プランクトンベントスネット、多段開閉式ネット（MOCNESSやRMT）などとして発展してきた（Wiebe and Benfield, 2003）。大がかりな音響または電気的な制御を必要とする多段開閉式ネットを除き、鉛直曳網を行うプランクトンネットは取り扱いが比較的簡便であること、現存量把握のための基本的な要求を満たすことから、現在でも広く使われている手法である。しかし、序論で述べたように、プランクトンネットによる採集では、空間分解能が粗く、壊れやすい生物に対しての定量性

が低いなどの問題がある。

メソ・マクロ動物プランクトンを*in situ* で観測するため、プランクトンネットによる採集以外の手法・測器が数多く考案されてきた。現在、計量魚群探知器やドップラー流向流速計（Acoustic Doppler Current Profiler, ADCP）などの音響系を利用した測器、そして光学系を利用した測器の2つに大別できる（Sameoto *et al.*, 2000）。プランクトンネットによる採集も含め、それぞれの測器は長所と短所を併せ持っており、1つの手法だけでなく異なった計測分野の測器を組み合わせることで、動物プランクトンに対して最大限の情報が得られる（Sameoto *et al.*, 2000）。光学系測器は、近年多くの利用事例が報告されており、技術革新と共に今後の発展が期待できると考えられる。

本研究では、プランクトンネット採集に対する問題点の解決を図り、新しい測器による観測手法を確立するため、国内で使用例がないビデオプランクトンレコーダー（Video Plankton Recorder, VPR）を用いた。VPRの詳細は後述（2.3.1）するが、本研究の目的は測器の開発ではなく、従来のプランクトンネットを用いた採集法では把握が困難であった、ゼラチン質プランクトンの現存量ならびに動物プランクトン群集の詳細な分布構造を新しい測器を用いて把握し解析することである（第1章）。そこで、1）他の光学系の測器に較べて研究実績が多い、2）観測から画像データの解析まで一貫して開発され使いやすい、3）画像記録間隔が短いため微細な分布構造の把握が可能、などの利点からVPRを選択した。

本章では、VPRが含まれる光学系を利用した測器について概要を述べ、発展した経緯ならびに各測器の問題点を示すとともに、VPRなどで取得された画像データの解析手法についても言及した。光学系を利用した測器は1）粒子検出系および2）画像記録系に大別できる。また、それぞれネットなどで濃縮したプランクトンを記録対象とするか、測器のみの単体（stand-alone）で記録するかによっても分けられる。

2.2. 粒子検出系

粒子検出系は、電気抵抗値の変化から粒子の数と大きさを計測するコールターカウンターを元に、*in situ* で観測を行えるように改良され（Maddux and Kaneisher, 1965）、プランクトンの計測装置として発展した（Boyd, 1973）。これらはElectronic Zooplankton Counting Device（EZCD）あるいはElectronic Particle (or Plankton) Counter (EPC) と呼ばれる。電気抵抗値を計測するシステムは、計測可

能な大きさの範囲が狭いことや伝導度の低い淡水では使用できないことなどから、電気抵抗値の代わりに、粒子（プランクトン）が通過する際の光量変化を電気信号として読み取ることで粒子の大きさと数を計測する装置が考案された。Cooke *et al.* (1970) は実験室内でネットで採集されたプランクトンの大きさを計測するため、光検知器（photodetector）を用いて計測する Opto-Electronic Plankton Sizer (OPEPS) を開発したが、その後、この装置を用いた報告はない (Sprules *et al.*, 1992)。1970年代後半から、工業用に開発された Hiac Particle Analyzer を用いた観測が行われた (Sprules *et al.*, 1992)。Hiac Particle Analyzer は光遮へいによる電圧変化から粒子の大きさを計測する装置であるが、*in situ* で利用できないこと、計測できる大きさの範囲が狭いという問題があった。1980年代に Optical Plankton Counter (OPC; Herman, 1988, 1992) が開発され、*in situ* で、かつ従来に較べて広い大きさの範囲が計測可能となった。OPC は赤色発光ダイオードが発する波長 640 nm の光を光源として利用し、Hiac Particle Analyzer と同様に光遮へいによる電圧変化から粒子の大きさと数を計測する。OPC では球体換算直径 (Equivalent Sphere Diameter, ESD) で 0.25 ~ 20 mm の大きさの範囲の間に 4096 の電氣的な大きさの範囲（しきい値）を設け、各範囲ごとの計数を行う。OPC は装置自体が小型であるため、曳航体への搭載やプランクトンネットと組み合わせた観測が可能である。ただし、OPC ではゼラチン質プランクトンのように透明なプランクトンに対して大きさが過小評価になる (Herman, 1992; Beaulieu *et al.*, 1999)。

OPC を含めた粒子検出系の測器では、計測した粒子が生物か非生物かの判断や、種あるいは分類群の識別が難しい。種組成が単純な海域では、OPC で計測された ESD から大型カイアシ類の发育段階ごとの分布密度の把握 (Herman, 1992)、オキアミの分布 (Herman *et al.*, 1983) などの報告がある。一方、市川ら (1999) は OPC および EPC で移行域および黒潮域の動物プランクトンの計測を行い、種組成が複雑になり夜光虫などの透明なプランクトンが多い黒潮域ではネット採集結果との相関が低くなること、ネット採集による種組成の確認をしないとデータの信頼性が得られないことを示した。OPC は、赤色発光ダイオードの代わりに波長 670 nm のレーザーを用いた Laser OPC (L-OPC; Herman *et al.*, 2004) へと発展し、形状識別に関する情報も得られるようになった。しかし、後述する画像を記録する測器に較べるとプランクトンの種類に関する情報量は非常に少ない。

OPC を始めとする粒子検出系の測器は、1 m 以下の

細かな空間分解能でプランクトンの分布を把握できる。さらに、構造が簡単で維持管理に手間がかからず小型化が可能であると同時に、計測結果が「大きさ」と「数」という数値情報として直接的に得られるという利点がある。また、OPC、L-OPC は商品化され世界中で 100 台以上が市販され使用者も多い (Zhou and Tande, 2002)。こうした利点を生かして、CUFES (Checkly *et al.*, 1997, 2000) などのような航走中のデータ収集、Moving Vessel Profiler (MVP; Brooke Ocean Technologies) と組み合わせた高速 (12~14 kt) での連続観測 (Herman *et al.*, 2004)、プランクトンネット試料の解析 (Mullin *et al.*, 2003) など有効な利用手法が提示されている。

2.3. 画像記録系

画像によるプランクトンの記録は 1950 年代に 35 mm スチルカメラを用いたことから始まり (Nishizawa *et al.*, 1954)、ほぼ同時期に深海の記録のためテレビシステムも導入された (Backus and Barnes, 1957)。スチルカメラではシルエット撮影法を用いることで、*in situ* において鮮明かつ高速で動物プランクトン画像の取得が可能となった (Edgerton, 1977; Ortnier *et al.*, 1979)。カメラによる記録では濾水量の低さをカバーするため、また、シルエット撮影ではプランクトンを撮影面に集める必要があるため、プランクトンネットのコッドエンドにカメラを取り付けて使用される場合が多かった (Ortnier *et al.*, 1981; Olney and Houde, 1993; Lenz *et al.*, 1995)。しかし、ネットによる濃縮と組み合わせた撮影は定量性に問題があるとともに、濃縮によるプランクトンの物理的な破損を完全に排除できない。また、スチルカメラによる画像記録は、記録するフィルム容量が限られるという制限もある。高い空間分解能でプランクトンを記録するために撮影間隔を短くした場合は記録時間は短く、逆に記録時間を延ばすために撮影間隔を長くすると空間分解能が低下する。フィルムの現像、焼き付けに時間がかかり、実時間でデータを得ることが難しく、フィルムデータの解析に時間と労力を要するという問題もあった。その結果、現在の高画素 CCD（または CMOS）カメラと大容量記憶装置によるデジタル記録が可能となるまで、スチルカメラが変わってビデオカメラを用いた測器が发展した。現在は、試料の破損を避け、プランクトンの行動や形態を観察するため、ネットによる濃縮をせずにカメラ単独での記録 (stand-alone system) が中心になりつつある。

外洋の動物プランクトンの観測における単独記録装

置は、潜水艇に搭載したカメラによるプランクトンの観測から始まった (Wiebe and Benfield, 2003)。その後、スキューバダイビングによるゼラチン質プランクトンの観測や (Hamner *et al.*, 1975; Biggs *et al.*, 1981), 有人・無人潜水艇, Remotely-Operated Vehicle (ROV) に搭載されたカメラにより, 新種の記録ばかりでなく, ゼラチン質プランクトンの現存量把握や採集による代謝活性や生理特性の解明などに成果をあげている (Mackie and Mills, 1983; Bailey *et al.*, 1995; Schulze *et al.*, 1995; Youngbluth and Bamstedt, 2001)。しかし, 潜水艇やROVによる観測は装置の維持, 運用を含めて多大なコストを要求し, 運用日数(回数)や運用海域にも限られる。こうした問題に対し, さらに小型あるいは簡素化した装置にビデオカメラを搭載して記録する測器が1990年代以降に数多く考案された。ビデオカメラと組み合わせた単独記録装置として, 現在, 動物プランクトンを対象に複数以上の観測実績が報告されているのは,

- 1) Video Plankton Recorder (VPR; Davis *et al.*, 1992)
- 2) Underwater Video Profiler (UVP; Gorsky *et al.*, 1992)
- 3) Zooplankton Visualization and Imaging System (ZOOVIS; Benfield *et al.*, 2003)
- 4) Shadow Image Particle Profiling and Evaluation Recorder (SIPPER; Samson *et al.*, 2001)

などである。これ以外にVPRを単純化したIn Situ Video Camera (ISVC; Tiselius, 1998), 大型クラゲ類を対象としてビデオカメラで記録するJellyCam (Graham *et al.*, 2003), 小型レーザーを利用したホログラフィック撮影でプランクトンを記録するSubmersible holography systemが開発されている (Malkiel *et al.*, 1999)。単独記録システム以外では, ネットと組み合わせた測器としてIchthyo-plankton Recorder (Lenz *et al.*, 1995), フローセル (flow cell) を基盤とした水中顕微鏡 (津田, 1994), OPCと組み合わせ計数と計測も同時に行うCUFES (Checkley *et al.*, 1997; 2000), CUFESを発展させたREFLICS (Iwamoto *et al.*, 2001), フローサイトメトリー (flow cytometry) と画像記録を組み合わせたFlowCAM (Sieracki *et al.*, 1998), ポンプによる濃縮を行うが*in situ*での利用も可能なUnderwater Microscope (Akiba and Kakui, 2000)などが開発されている。しかし, 上記1)~4)の測器, CUFES, および製品として市販されているFlowCAM以外, 現場における実用的な観測ではほとんど用いられていない。プランクトン以外では, 懸濁粒子を対象とした測器としてUnderwater video

system (Eisma *et al.*, 1990; Lunven *et al.*, 2003) などが, ビームトロールなどと組み合わせて底魚仔魚の監視を行うFishカメラがある (Cappo *et al.*, 2004; Spencer *et al.*, 2005)。

2.3.1. VPR

VPRはビデオ顕微鏡システムを基盤とし, 以下の要求を満たすために開発された (Davis *et al.*, 1992)。

- 1) μm ~ km の尺度で連続的かつ自動的に電氣的画像データを収集する。
- 2) 画像データは主要な動物プランクトン群を選別するために十分な解像度を持つ。
- 3) 画像データの較正のために粒子を採集できる能力を有する。
- 4) 航行中, あるいはネット採集中に画像データ取得ができる能力を有する。
- 5) 実時間に近い速度で分類群の解析ができる。

1), 2) および 4) を満たすため, 視野の異なる4台のビデオカメラ (視野体積は $0.6 \sim 26 \times 10^3 \text{ mm}^3$) で同時記録を行い, 60 fpsでカメラとストロボを同調させ, ビデオの1フレーム (Frame) ごとの高解像度画像をフレーム単位での編集が可能なビデオ記録装置 (BetaCAM) に記録した。また, 鮮明なプランクトン画像が得られるようにプランクトンの斜め後方からストロボを照射し, 暗視野となる照明方法を用いた。3) のためには, カメラ後方にLonghurst-Hardy Plankton Recorder (LHPR; Longhurst *et al.*, 1966) を取り付け, 画像記録と同時にプランクトン採集を行った。5) のためには, ニューラルネットワーク (Neural network) を利用した画像解析技術を導入し, 分類群ごとに自動で選別かつ計測を行えるソフトウェアを開発するとともに (Tang *et al.*, 1998), ビデオフレームから必要とするプランクトン画像を実時間で抽出するソフトウェアを開発した。VPRは開発当初から画像の記録から処理までを一連のソフトウェアとしてまとめて設計された点が他の画像記録系の測器より優れた点と考えられる。

初期のVPRは大型構造体に搭載されていた (Davis *et al.*, 1992)。その後, 搭載カメラを2台にするとともにプランクトンの逃避の原因となったLHPRを外して小型化され, 小型曳航体のV-finに搭載されて使用された。また, 画像を含む全てのデータを光ケーブルを通じて船上で記録し, 実時間観測ができるよう改良された (Davis, 私信; Wiebe and Benfield, 2003)。現在のVPR II (Davis *et al.*, 2005) では画像を含む全データがデジタル化され, 画素数が $1024 \times 1024 \text{ pixel}$ のCCDカメラを使うことで1台のカメラで解像度の向上と広

視野化を目指すとともに、3次元で移動できる新しい曳航体と組み合わせて高速かつ広域での観測を可能にした。さらに、記録データを内蔵ハードディスクに記録し、船上に光ケーブルでデータを転送せずに使用可能なAutonomous VPR (AVPR) や、フローセルと組み合わせて実験室内でネット採集プランクトンの計数、計測を目的としたBench-top VPR (BVPR) の開発も進められている (Gallager, 私信; 市川, 2006)。VPRはそれ自体を曳航体に搭載して単独で観測するだけでなく、MOCNESSなどのプランクトンネット、BIOMAPPER II (Wiebe *et al.*, 2002) やJAISONなどの大型曳航式観測装置、海底に設置して自動昇降を行いながら観測する装置 (Autonomous Vertically Profiling Plankton Observatory, AVPPO; <http://4dgeo.whoi.edu/vpr/>) などに搭載された。また、フローセルと組み合わせ、航走中に実時間観測と記録が可能な装置も考案されている。VPRはU. S. GLOBECプログラムにおいて、Georges Bankにおけるプランクトンの分布と海洋構造との関係 (Ashjian *et al.*, 2001; Davis *et al.*, 1996; Gallger *et al.*, 1996; Norrbin *et al.*, 1996)、プランクトンの行動 (Benfield *et al.*, 2000; Gallger *et al.*, 2004)、北太平洋における放散虫類の分布 (Benfield *et al.*, 2002) など多くの成果が公表されている。

2.3.2. UVP

UVPは、当初、懸濁粒子の分布および大きさを明らかにするために開発された (Gorsky *et al.*, 1992)。鉛直に降下させながら観測するように設計され、水平あるいは斜行曳航はできない。降下速度は1 m/sで逃避能力の高い動物プランクトンの観測には向かないと考えられるが、クラゲなどのマクロ動物プランクトンの記録は可能である (Gorsky and Picheral, 2002)。本体水中部に電源が搭載され、ビデオカメラで記録された画像データも水中部に搭載されたVTRで記録されるため、VPRのように専用のウィンチとケーブルを必要としない。画像は、横からの照明照射により暗視野で記録される。現在のUVP III (Gorsky *et al.*, 2000b) では、視野の異なる2台のCCDカメラを用いて $1.3 \times 10^{-3} \text{ m}^3$ と $6.5 \times 10^{-3} \text{ m}^3$ の空間を記録し、それぞれ0.5 mm以上の粒子または5 mm以上のマクロ動物プランクトンを対象とする。カメラのフレームレートを30 fpsに上げることで1.5 m/sでの降下を可能とした。UVPは地中海を中心に懸濁粒子の挙動に関する成果があるが (Gorsky *et al.*, 2000a; 2004; Stemmann *et al.*, 2002)、動物プランクトンに関しては、フィヨルドにおける動物プランクトンが鉛直のかつ地域的に分類群

ごとで分布し、鉛直移動しない種類については懸濁粒子の分布と重なることを示したのみである (Gorsky *et al.*, 2000a)。

2.3.3. ZOOVIS

ZOOVISはVPRとUVPを参考に開発された (Benfield *et al.*, 2003)。UVP IIIやVPR IIより高画素 (2048 × 2048 pixel) のデジタルCCDカメラを用いて白黒画像を記録する。画像データと環境データは、100Mbpsのイーサネットを光ケーブルを通じて船上のコンピュータに転送され、画像は非圧縮のTIFF画像ファイルとして記録される。カメラは2 fpsで撮影可能であるがデータ転送とディスクへの記録速度の関係から、実際は約10分の1の速度でしか記録ができない。したがって0.5 m/sで降下した場合、鉛直方向に記録可能な空間分解能は2 mでVPRやUVPより粗い。記録された画像データは画像解析ソフトウェアを用いてプランクトン部分のみを抽出し大きさを計測する。ただし、現時点ではVPRのような自動選別のための支援ソフトウェアは備えていない。ZOOVISはコンパクトであるが、構造上、鉛直降下時にしか定量的なデータが得られない。また、空間分解能を上げて記録するためには降下速度を遅くする必要があり、逃避能力の高いプランクトンの定量性には問題が残ると考えられる。現在は音響機器と組み合わせて使用されている (Benfield *et al.*, 2004; Trevorrow *et al.*, 2005)。

2.3.4. SIPPER

SIPPER (Samson *et al.*, 2001) は、VPRやUVPで使用されているビデオカメラあるいはCCDカメラ (エリアスキャンカメラ, Area scan camera) の代わりに高画素のラインスキャンカメラ (Line scan camera) を用いてプランクトン画像を記録する。 $96 \times 96 \times 1 \text{ mm}$ のセルを通過するプランクトンを2台のカメラを用いてx-y方向から記録する。したがって、VPR、UVPおよびZOOVISではプランクトンの姿勢によっては正確な大きさが把握できない問題も、SIPPERではプランクトンは3次元の立体的画像として記録されることで解決される。さらに透過光で撮影するためシルエット撮影に近い画像が得られ、透明度の高い管クラゲ類についても非常に細かな形態構造まで記録されている (Samson *et al.*, 2001)。最大画素数は4096 × 2048 pixelであるが、他の測器と同様に高画素ではスキャン時間の増大および記録速度の低下により、高速曳航で記録可能な空間分解能は粗くなる。また、ラインスキャンカメラの特性として撮影中に移動速度が変わると形がゆがむ場合がある。SIPPERはネット採集用具、

採水器、OPCなどを装備した大型のプラットホーム (High-Resolution Sampler, HRS; Sutton *et al.*, 2001) と組み合わせて使用され、メキシコ湾の表層において、従来のネット採集ではゼラチン質プランクトンが10%以上の過小評価となっていたことを示した (Remsen *et al.*, 2004)。

2.4. 画像データの解析

プランクトンネットで採集された試料を顕微鏡下で選別し、計数・計測するのと同様に、画像による記録では、記録された後の画像解析作業が不可欠である。しかし、膨大な量の画像データまたはビデオテープから、手作業で必要な画像範囲を選別し、プランクトンの同定および計数・計測を行うことは、プランクトンネットで採集された試料の解析以上に時間と労力を要する。

コンピュータなど電子機器の発展とともに、プランクトンが記録された画像を計測し、計測された特徴値を元に分類群を識別する試みがなされ、1970年代後半から植物プランクトン (Uhlman *et al.*, 1978; Tsuji and Nishikawa, 1984), 動物プランクトン (Jeffries *et al.*, 1984; Terazaki and Ishii, 1986) で検討されてきた。初期はプランクトンの長さなどを画像処理技術を用いて検出していたが、その後、画像処理技術の発展および機能の向上とともに、プランクトンの特徴を表す特徴値を画像から抽出し、その特徴を統計処理してプランクトンを識別する研究が行われるようになった (中野, 1994)。近年は単一種の識別だけでなく、ニューラルネットワークやファジィ理論を用いて、複数の種あるいは分類群を識別する研究が行われている (廣田, 1993; Tang *et al.*, 1998; Akiba and Kakui, 2001; Luo *et al.*, 2004)。

VPR II では、事前に設定した複数の条件値 (二値化のためのしきい値など) により、記録されたビデオのフレーム内からプランクトンが写った画像の領域 (関心領域, Region of Interest, ROI) のみを自動で抽出する (Davis *et al.*, 2005)。ROIの抽出作業は専用のハードウェアを用いて行われるため処理速度が速い。また、画像データとして必要な領域のみをROIとして抽出するためデータ容量が小さく高速データ転送と記録が可能である。しかし、抽出条件を適切に設定しない場合、必要とする画像が抽出・記録されない場合もあり (市川ら, 2005), 事前の校正作業による条件設定と手順が重要である。なお、この点については第3章で検討を行った。VPR II では、記録された画像は専用の解析ソフトウェア (Visual Plankton) を用いて分類群ご

とに選別し、計数・計測および図化が可能である。選別作業は、ニューラルネットワークを用いてプランクトンの形態を特徴値として数値化したデータベースを作成し (Tang *et al.*, 1998), それを元に自動で行われる。Davis *et al.* (2004) は種組成の単調なGeorges Bankにおけるカイアシ類で79%の確率で自動選別が可能であると報告した。しかし、種組成が複雑な日本の周辺海域では、データベースが不十分なことから合わせて、Georges Bankで行われているような自動化はまだ困難である (市川ら, 2003)。また、VPRに限らず、カメラを用いて2次元で画像を記録する測器では、対象物の向きや姿勢により、必要とする部位の大きさが計測できないという問題点がある。VPRでは画像解析からプランクトンの向きや姿勢を推定する試みもされているが解決には至っていない。

UVPとZOOVISでは、ビデオのフレーム内からROI抽出は行わず、フレーム単位で全ての画像を記録し、画像解析もフレーム単位で行う。ROIに較べてデータ量が多いため、フレームの枚数が多い場合、VPRのような準実時間での処理は難しいと考えられる。しかし、UVP、ZOOVISとも画像解析の詳細について報告はない。SIPPERでは2時間分のデータを2ヶ月かけて手動で選別したが (Remsen *et al.*, 2004), 現在、自動選別の手法が検討されている (Luo *et al.*, 2004)。一方、*in situ* で記録された画像の解析だけでなく、ネットで採集されたプランクトンについても画像として記録し、分類群ごとに選別し計数・計測をすることも試みられている。例えば、スキャナーと解析ソフトウェアを組み合わせたZOOSCAN (Grosjean *et al.*, 2004) やフローセルにネット採集試料を流して記録するBVPRがあり (Gallager, 私信; 市川, 2006), ソフトウェア単体としてはPlankton Visual Analyzer (PVA) が公開されている (Boyra *et al.*, 2005)。プランクトンの自動識別は、画像解析技術の発展とともに精度向上が図られると考えられるが、最終的には人間の目による判断が不可欠である。また、VPRにおけるVisual Planktonのように、画像識別に用いるデータベースによって認識精度が変わるため、観測海域、対象生物による精査も不可欠であると考えられる。今後、自動識別の判定精度を高めることはもちろんであるが、手作業による負担を軽減するようなソフトウェアの改良も必要である。一方、識別および選別されたプランクトン画像を自動で計数・計測した結果は、顕微鏡や画像解析ソフトウェアで実測した値からの換算式を作成することにより (Terazaki and Ishii, 1986), 有効に活用できると考えられる。

画像記録系の測器における今後の問題点は、画素数の向上および記録面積（体積）の拡大である。フレームレートを落とすことにより、現在の民生技術でも1000万画素の記録は可能である。しかし、曳航速度を上げ、かつ、高い空間分解能で記録可能とするためには、少なくとも30 fpsで画像が記録できることが必要である。現在のハイビジョンの画素数である1920 × 1080 pixelでも、例えばノルパックネットの口径と同じ面積を記録した場合、画像の解像度は約0.08 mm/pixel に過ぎない。分類群の識別に、長さ方向で50 pixelの画素数を必要とした場合、3.8 mm以上の対象しか識別できないことになる。現在使用できるカメラ、データ転送手順、圧縮技術および記憶装置では、3840 × 2160 pixelが最大画素である。今後の技術の発展により、こうした問題は解消していくと考えられるが、光学を用いた場合においてもLarge-area Plankton Imaging System (LAPIS; Wiebe and Benfield, 2003) のように広い視野と解像度が同時に得られるような手法や、カラー情報を元にしたプランクトン識別技術を開発していくことも必要と思われる（寺崎ら, 2001）。

第3章 VPR II における画像取得パラメーターの特性

3.1. はじめに

Video Plankton Recorder (VPR) はUnderwater Video Profiler (UVP; Gorsky *et al.*, 1992; Gorsky *et al.*, 2000a; 2000b) やShadow Image Particle Profiling and Evaluation Recorder (SIPPER; Samson *et al.*, 2001) のように、懸濁粒子やゼラチン質プランクトンを明確な対象として開発されていない（第2章参照）。しかし、クラゲ類や懸濁粒子の画像は記録されており（Davis *et al.*, 1996; Asijan *et al.*, 2001; 市川ら, 2003）、ゼラチン質プランクトンの現存量把握には、採集時の物理的な破損が無い場合ネット採集より有効である事が示唆されている（Benfield *et al.*, 1996）。したがって、ゼラチン質プランクトンの画像取得に対するVPRの特性を明らかにすることで、より確実に画像データが得られるとともに、測器としてのVPRの有用性が高まると考えられる。

本章では、ゼラチン質プランクトンのように透明なプランクトンの画像をVPRで取得する場合、合焦した画像を確実に記録できる条件値（パラメーター）の設定範囲を把握し較正の手順を確立すること、さらにカイアシ類とのパラメーターの相違点を明らかにすることを目的とした。また、VPR II の画像記録過程におけ

る問題点を明らかにし、定量性を高めるために必要な手法について検討した。

3.2. VPR II の画像取得パラメーターについて

本研究で使用したVPR II では、1/25秒ごとにカメラから送られてくる画像（フレーム）から、プランクトンなどの対象物が記録された関心領域（Region of Interest, ROI）を抽出し、画像ファイルとして保存する（Davis *et al.*, 2004; 2005）。事前の較正で設定したパラメーターが不適切な場合、目的とするプランクトンのROIが抽出されなかったり、また合焦していないROIが抽出される。VPR II のカメラが記録する空間の体積（Image Volume）内で合焦する範囲（被写界深度, Depth of Field, DOF）を明らかにし、DOF内にあるプランクトンがROIとして保存できるようにパラメーターを設定することが必要である（Davis *et al.*, 2004; 2005）。

ROIの抽出は船上の専用コンピュータと専用の画像取得ソフトウェアを使って行われる（Fig. 3-1）。ROIの抽出に関わるのは以下の4パラメーターである。

- 1) 画像を二値化し、ROIとして抽出する際の境界（輪郭）を判定
・・・ Segmentation Threshold
- 2) 対象物の合焦の度合いを判定
・・・ Sobel Threshold
- 3) 対象物の周囲に残す空間の大きさを決定
・・・ Growth Scale
- 4) ROI間の距離がどのくらい離れている場合に1つのROIとして抽出するかを決定
・・・ Min. Join Distance

このうち、Segmentation Threshold（以下Seg-T）およびSobel Threshold（以下Sob-T）がROIの抽出の際、主要な役割を果たす。VPR II の較正では生きたカイアシ類、あるいはホルマリン固定したカイアシ類を用いる（Davis *et al.*, 2004）。しかし、カイアシ類とクラゲのようなゼラチン質プランクトンでは、光の反射、透過などの特性が異なるため、ROIの抽出に適したパラメーター範囲も異なると予想される。したがって、VPR II を用いてゼラチン質プランクトンの現存量を見積もるためには、透明なプランクトンに対して、合焦した画像の選別に適したパラメーター範囲を把握し、カイアシ類との相違を明らかにすることが不可欠と考えられる。

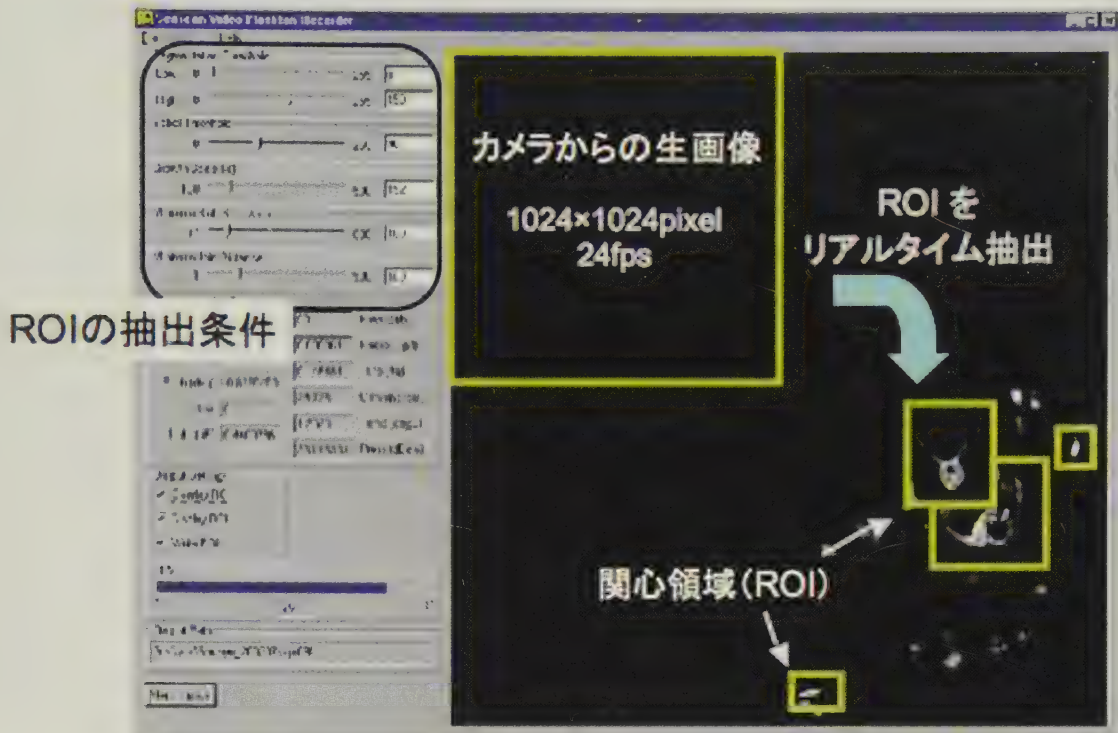


Fig. 3-1. A screen image of the image capture software for VPR II. Parameters for ROI extraction can be changed using the upper left panel sliders. Right area show the images captured from CCD camera.

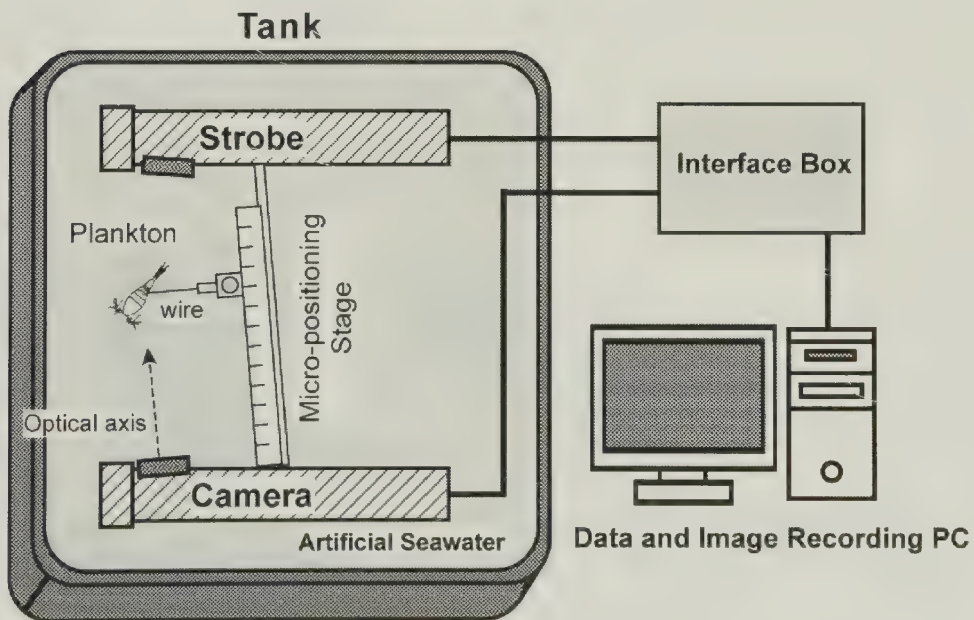


Fig. 3-2. Schematic representation of the experimental apparatus. The optical unit (CCD camera and strobe light) of VPR II was immersed in an artificial seawater tank, and it was connected to the image recording computer through the interface box. The object plankton was attached using a thin wire to the micro-positioning stage.

3.3. 方法

3.3.1. 室内実験装置の概要

実験には、水産総合研究センター遠洋水産研究所所属調査船俊鷹丸に搭載された曳航式VPR (VPR II, Davis *et al.*, 2005) の光学ユニット (CCDカメラとストロボ部分), 室内校正用に製作した光学ユニット用電源とストロボ同調コントローラーを組み込んだインターフェースボックス, および画像圧縮ボードと画像取得ソフトウェアが導入されたコンピュータを用いた (Fig. 3-2)。

光学ユニットは、人工海水 (Red Sea Salt, Red Sea) を満たした幅1.5×奥行0.8×高さ0.8 mの水槽に入れた (Fig. 3-2)。水槽の内側は光の反射を押さえる黒色のカッティングシートで覆い、実験中は外光の影響をさけるために室内の照明を落とした。校正の対象プランクトンとして、ホルマリン固定されたカイアシ類 (*Neocalanus plumchrus*, 前体部長 = 約 8 mm) およびクラゲ (管クラゲの一種, 遊泳鐘部分 = 約 8 mm) を用意した。プランクトンは黒色ワイヤーの先端に取り付け、これをカメラの光軸上に設けたレールに装着し、カメラのレンズからの距離をが分かるようにスケールを取り付けた (Fig. 3-2)。プランクトンは、カメラ視野 (x-y方向) の中央に写るようにワイヤーを調整して取り付けた (Fig. 3-3)。Davis *et al.* (1992, 2005) は校正の際、視野の中央だけでなく4隅でも検討が必要としているが、本実験では4隅での結果に差がなかったため、中央の結果のみを示した。VPRカメラの左右 (x 軸) および上下 (y 軸) 方向の

視野 (Dx および Dy) は44 × 43 mmに調整した。プランクトンのサイズは、マイクロメーターなど既知のスケールをカメラで事前に記録し、カメラの画素数あたりの長さ (mm/pixel) を計算して換算した。

3.3.2. プランクトン分類群とパラメーターとの関係

フレームからROIを抽出する場合、Seg-TおよびSob-Tの2パラメーターが主要な役割を果たす。Seg-TおよびSob-Tを変えた場合、カメラからどの位置で、カイアシ類およびクラゲがROIとして抽出されるかを明らかにするため、Fig. 3-2 に示した実験装置を用いて検討した。Seg-TおよびSob-Tの設定は画像取得ソフトウェア上で行い、それぞれ実用上有効と考えられた70~200および0~130の範囲で組み合わせて設定した。ソフトウェア上でパラメーターを設定後、レール上のプランクトンをカメラ光軸に沿って10 mmずつ動かしながら、ROIとしての画像抽出の有無、その時のカメラレンズからの距離、およびプランクトン画像を記録した。

3.3.3. DOFの客観的な判断

VPRカメラの合焦範囲 (被写界深度, Depth of Field, 以下DOF) を客観的に判断するため、Fig. 3-2 に示した実験装置を用いて検討した。校正の対象としてカイアシ類、クラゲをそれぞれ2個体ずつ (カイアシ類: C1, C2, クラゲ: J1, J2) 使用した。プランクトンをカメラ側から10 mmずつストロボ側に移動させ、カメラに写った画像をMicrosoft Windows®標準の画像キャプチャー機能を用いて記録した。記録された

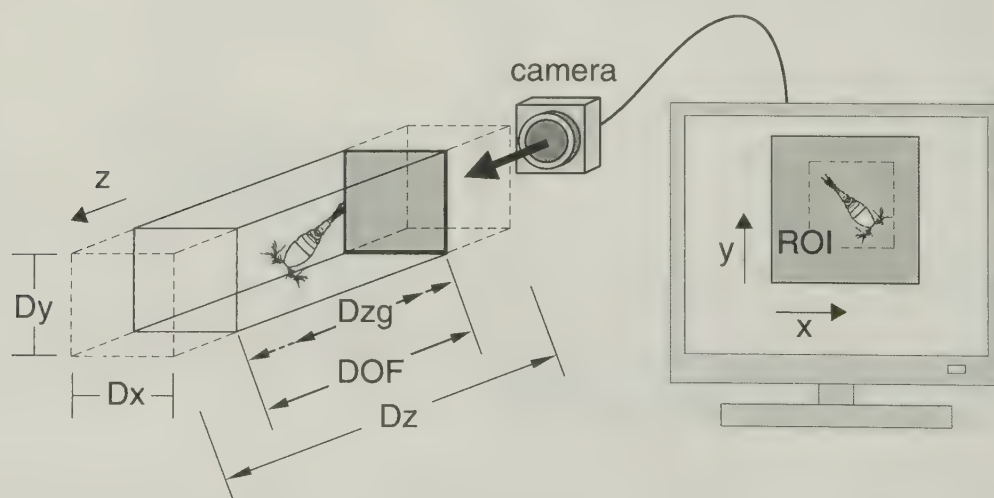


Fig. 3-3. Schematic diagram of the image volume of VPR II. The space enclosed by the solid lines is the in-focus area and that enclosed by the dotted lines is the out-focus area. Dx and Dy are the width and the height of the field of view, respectively. Dz is the depth of the field of view. DOF is the depth of field. Dzg is the ROIs extracted area within the DOF.

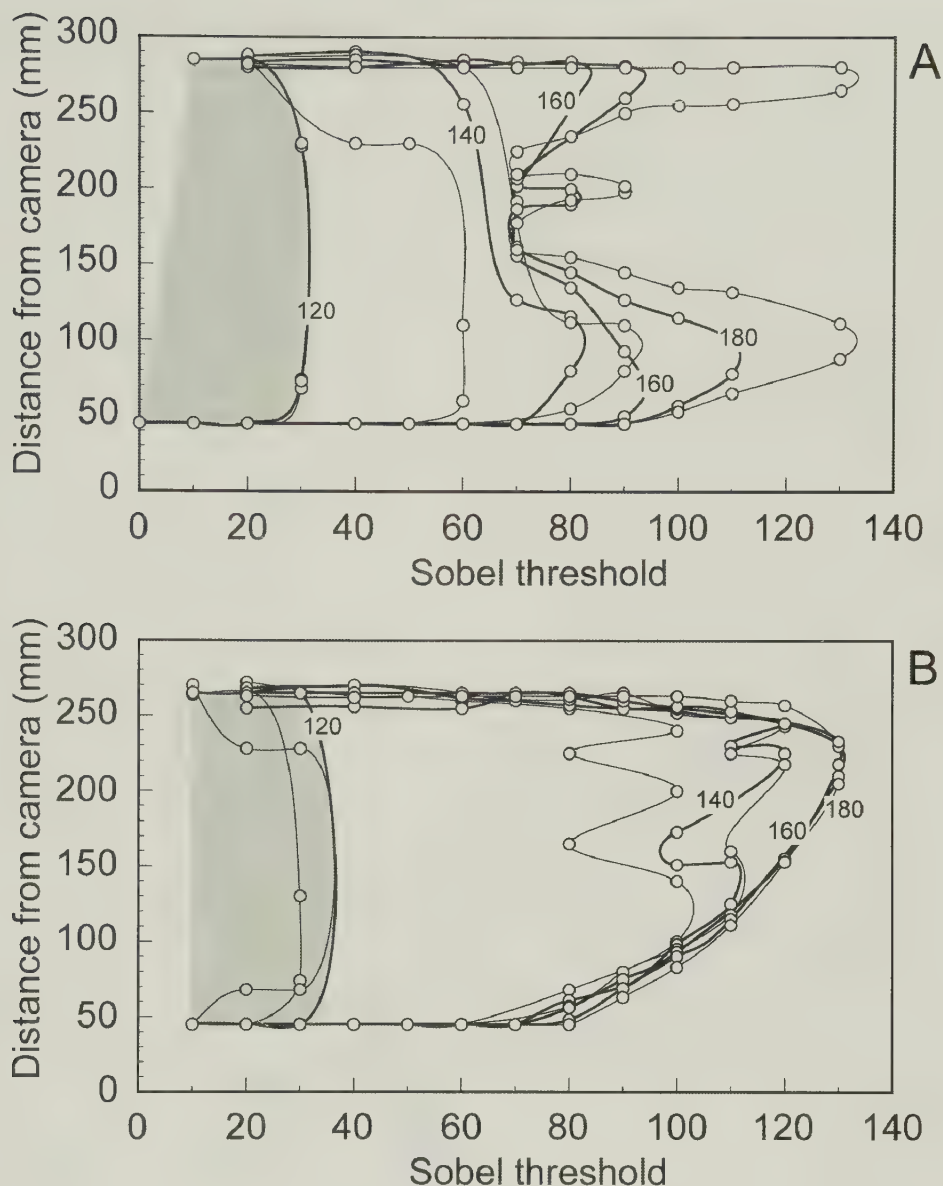


Fig. 3-4. The relationship among the Sobel threshold value, the distance from the camera and the segmentation threshold value for specimens of copepod (A) and jellyfish (B). Object images were captured in the raw video window inside of the spline curve except for the shaded areas which correspond to less than 120 of the segmentation threshold value.

画像は画像解析ソフトウェア (ImagePro Plus ver.4.5, プラネトロン (株)) を用いて処理した。キャプチャーによって記録された画像ファイルを開き、その中からプランクトンが写った範囲のみを手動で選択した。選択範囲をグレースケールに変換後、画像からノイズを除去するためMedianフィルターで処理し、輪郭を抽出するためRobertsフィルター処理を行った。一連のフィルター処理後、画像の輝度分布を解析し、最大輝度がどの階調にあるか調べ、合焦の判定を行った (Pingle, 1969; 岡崎, 1996)。

3.4. 結果

3.4.1. プランクトン分類群とパラメーターとの関係

フレームからROIの抽出に使用される主要なパラメーター、Seg-TおよびSob-Tを変えた場合、カメラからどの位置で視野内にプランクトンが写り、またプランクトン部分がROIとして抽出されたかをFig. 3-4に示した。プランクトンが視野内に写った範囲 (カメラからの距離) は、Image Volumeを計算する際の視野の奥行き (z 軸方向の長さ、Dz, Fig. 3-3) に相当する。カイアシ類、クラゲ共に図中の曲線で囲まれた内

側で視野内に写った。しかし、Seg-Tが120以下（影の部分）では、カメラからいずれの距離でも視野全体が抽出され、対象としたプランクトン部分はROIとして抽出されなかった。カイアシ類、クラゲ共に、実験で設定したSeg-Tの最大値である200までROIが抽出され、Seg-Tが高いほどSob-Tも高い値までROIが抽出された。しかし、Sob-Tが高くなると共にDzは狭くなった。

カイアシ類では、Seg-Tが160以上、Sob-Tが70以上の場合、ROIが抽出されたDzの範囲はカメラからの距離が100 mmを中心とした部分と、270 mmを中心とした部分の2つに分れた (Fig. 3-4 A)。さらに、Seg-Tが180以上、Sob-Tが70~90では、カメラからの距離が200 mmを中心とした狭い範囲でもROIとして画像が抽出された。一方、クラゲはカイアシ類とは異なり、Seg-Tが130以上、Sob-Tが80以下では、ほとんど全ての範囲においてROIが抽出された (Fig. 3-4 B)。Seg-Tが130~150の間では、カメラからの距離が160 mmおよび230 mm付近でDzは狭くなったが、Seg-Tが160以上ではSob-Tの値に関わらず、ほぼ同じDzとなった。この時、Sob-Tが高くなると共にカメラから

遠い200~250 mmを中心とした範囲でROIが抽出された。

3.4.2. 合焦範囲

カメラからプランクトンまでの距離を変えた場合、プランクトン画像の輝度階調の最大値（以下、輝度最大値）の変化をFig. 3-5に示した。C1では、カメラからの距離が45~175 mmまで輝度最大値は徐々に高くなり、175~205 mmで最大となった後、205 mm以上で再び低下した。C2では、140 mmまでC1とほぼ同じように変化をしたが、140 mm以上ではC1より低く推移し、185 mmで最大となった。クラゲでは、カメラからの距離が110 mm付近で変化はあるものの、155 mmまで輝度最大値は徐々に高くなり、J1、J2共に155~205 mmの範囲で最大となった。205 mm以上では急激に低下し、265 mmでは最低値となった。J1、J2共、最大値となったカメラからの距離はほぼ同じであったが、輝度最大値の変化は、カメラからの距離が同じ場合、J2が常に高い値となった。カイアシ類、クラゲ共に、視覚的にはカメラからの距離が130~230 mmの間、輝度最大値が150以上でプランクトンの形態

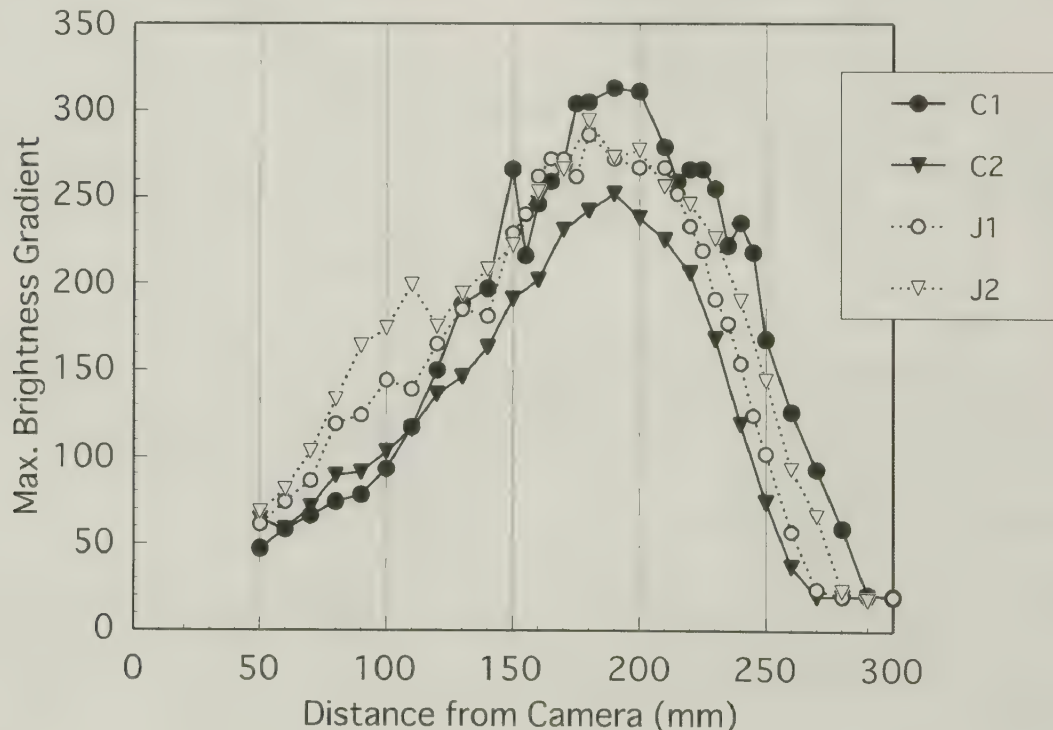


Fig. 3-5. The relationship between the distance from camera (mm) and the maximum brightness gradient. To obtain the maximum brightness gradient for the object plankton, a histogram analysis was applied after the median filter and the Roberts filter management. C1, C2: copepods. J1, J2: jellyfish.

は十分に識別可能であり、カメラからの距離が130～230 mmの範囲が、本実験においてDOFに相当すると考えられた。

3.4.3. 合焦範囲とプランクトン分類群のパラメータの関係

VPR IIの較正では、合焦したプランクトン画像のみがROIとして抽出されるようにSeg-TおよびSob-Tを設定する。Fig. 3-4より、各パラメーター値において、ROIとして抽出された範囲(Dz)を求め、さらにDz範囲内でDOF内、すなわちカメラから130～230 mmの範囲(Fig. 3-5)にあった長さをDzgとして(Fig. 3-3)、Dzに対するDzgの割合(Dzg/Dz)を計算した(Fig. 3-6)。図中の破線はカイアシ類、実線はクラゲである。数字は Dzg/Dz の割合(%)を示し、0%ではROIとして抽出されず、 $Dzg = Dz = DOF$ で

100 %となる。影の部分ではFig. 3-4と同様に視野全体が記録され、ROIとしてプランクトン画像が抽出されなかった。0 %および影の範囲はパラメーターとしては不適切であり、それ以外の範囲で Dzg/Dz が高いほど画像を抽出する場合のパラメーターとして適切と考えられる。

Dzg/Dz の割合はカイアシ類では0～64.1%，クラゲでは0～86.9%の範囲となった。 Dzg/Dz 最大値、すなわち最適なSeg-T, Sob-Tは、カイアシ類でそれぞれ70, 30で、クラゲでそれぞれ180, 130で得られた。カイアシ類、クラゲで Dzg/Dz の割合が50%以上となったのは、Seg-TおよびSob-Tが、カイアシ類でそれぞれ120～150, 20～60, クラゲでそれぞれ140～200, 80～130であり、重なる部分はなかった。カイアシ類、クラゲ共に Dzg/Dz が0%以上で重なっていたのは、Seg-TおよびSob-Tがそれぞれ120～130, 40～70

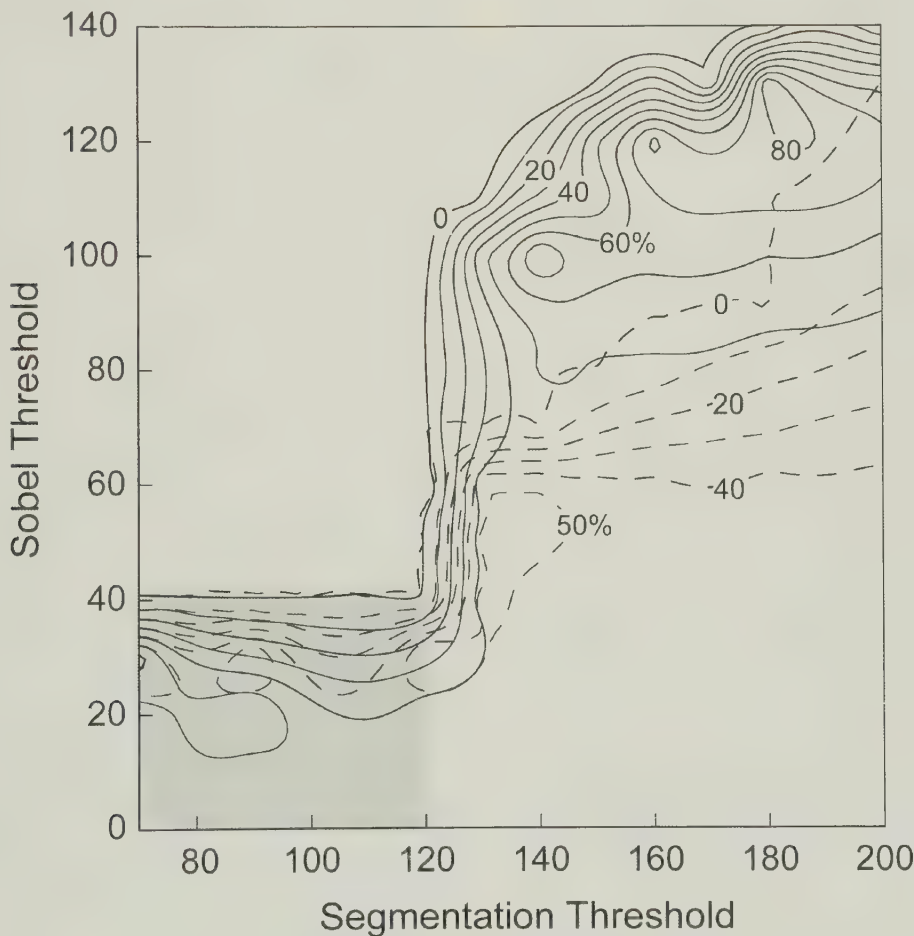


Fig. 3-6. The percentage of Dzg to Dz corresponding to the segmentation and the Sobel threshold value. Dz and Dzg were calculated from Fig. 3-4 and DOF was estimated from the result of Fig. 3-5 as 100mm. Solid line and dotted line show specimens of copepod and jellyfish, respectively. ROIs were not extracted for the shaded area which corresponds to less than 120 of the segmentation threshold value.

付近, および160以上, 80以上の範囲であり, この範囲であればカイアシ類, クラゲ共に画像が記録されることが示された。Seg-Tが120~130の範囲では, Sob-Tの値に関わらず, いずれのプランクトンでもDzg/Dzは急激に変化した。また, Seg-Tが160以上, Sob-Tが80以上の範囲では, カイアシ類のDzg/Dzの割合は10%以下と低かった。合焦した画像のみをROIとして抽出するために最適なパラメーターは, カイアシ類とクラゲでは異なることが示された。

3.5. 考 察

VPR IIにおける較正の目的の一つは, データの定量性を高めるためImage Volume内においてDOFの範囲を明らかにし, フレームからDOF内にあるプランクトンなど対象とするROIのみを抽出できるようにパラメーターを決定することにある (Davis *et al.*, 1992; 2004)。しかし, ゼラチン質プランクトンに対する較正の記載, あるいは光学的特性が異なると考えられる分類群の画像取得に関する記載はない。本章でパラメーターの設定を検討した結果, 合焦した画像のみをROIとして抽出するために適切なパラメーターは, カイアシ類とクラゲで異なることが示された (Fig. 3-6)。VPR IIでは, それぞれのプランクトンに適したパラメーターを同時に設定することはできないため, カイアシ類, クラゲを同時に記録するよう設定した場合, 合焦していない画像も多く記録される。また, VPR IIでは視野内にプランクトンが写った場合でも, ROIとして抽出されない限り画像としての記録は残らない。例えば, Seg-T, Sob-Tをそれぞれ150, 100に設定した場合 (Fig. 3-6), クラゲはROIとして抽出され, そのうち60%がDOF内にある画像と判断できる。しかし, カイアシ類ではROIとして抽出されないため (Figs. 3-5, 3-6) 計数対象とならず, 過小評価となる可能性がある。カイアシ類とクラゲを同時に画像として記録するためには, カイアシ類, クラゲ共に0%以上の範囲にあることが必要条件である。この条件を満たすのは, Seg-Tを変えてもDzg/Dzの変化が少なく, クラゲが常に40%以上となるSeg-Tが140以上, Sob-Tが40~70と考えられた (Fig. 3-6)。

本研究では, ホルマリン固定試料を用いて実験を行った。観測対象となる生きたプランクトンの全種類について実験を行うことが理想であるが, これは現実的ではない。本研究ではROIの抽出過程で, カイアシ類とクラゲ双方を同時に満たす最適条件がないことが示された。Seg-T, Sob-Tともに光学的なしきい値を決定するパラメーターであるため, ホルマリン固定の有

無やプランクトンの種類に関わらず全種類に最適なROIの抽出条件はないと推定される。VPR IIでは画像として確実に記録されるようにROIの抽出条件を設定することが必要であり, 本研究で用いたVPR IIの光学特性ではSeg-Tが140以上, Sob-Tが70以下がその範囲に相当すると考えられた。Seg-TとSob-Tともに値が大きいくほど確実に画像を記録できるが, 抽出されたROIの1つあたり大きさ(面積)も増えるため, 現状では装置の処理能力の関係からフレームレートが低下する。したがって, 観測前に較正作業を行い, Seg-Tが140以上, Sob-Tが70以下の範囲でフレームレートが低下しない値を設定値として用いること現実的と考えられる。将来的には, 目的とするプランクトンの光学的特性に適したパラメーターを用いて実時間の処理を行うと同時に, 初期のVPRのように全フレームを記録し, 観測後あるいは観測と並行して, 他のプランクトンに適したパラメーターを使ってROIの抽出を行うようなシステムの構築が望ましいと考えられた。

Image Volumeの計算に必要なDzを得るためには, 記録された画像からDOF内, あるいは一定の視野の範囲内にある画像だけを選択することが必要である。Fig. 3-5ではカイアシ類, クラゲに関わらず, 輝度最大値が150以上の画像がDOF内にあることが示された。画像が合焦しているか否か, すなわち画像の縁部を判断するためには, Sobel, PrewittあるいはRobertsのような一次微分, あるいはLaplacianのような二次微分フィルターが有効とされている (Pingle, 1969; 岡崎, 1998)。VPR IIのようにデータがデジタル化される以前, ビデオテープに記録していたVPRでは, 記録された映像からプランクトン画像を選択する際, Sobelを用いて同様の作業を行っていたが (Davis *et al.*, 1992; 1996), VPR IIでは, このような作業について言及されていない (Davis *et al.*, 2004; 2005)。本章では画像の縁部の判定にRobertsを用いた輝度解析のみ検討を行ったが, 画像をフィルター処理することで合焦した画像, あるいは一定の視野の範囲内にある画像だけを選択することが可能と考えられた (Fig. 3-5)。VPR IIでは, 観測後, あるいは観測と並行して画像の縁部の解析を行い, DOF内あるいは一定の視野範囲にあるROIのみを抽出することで, 定量的な計測が可能と考えられる。一方, 合焦範囲内であってもカメラからの対象物の距離が変わることで, 記録されたプランクトンサイズもわずかに変化する。カメラから対象となるプランクトンまでの厳密な距離を画像から判断することは困難であるが, 合焦範囲内をプランクトンが任意に通過した場合, 合焦範囲の中央のサイズで代表できると考えられた。今後, 画像の縁部の判断に有効な

フィルター、プランクトンの光学的特性による相違、プランクトンの大きさによる影響などに対して検討するとともに、プランクトンの計測サイズの誤差範囲を正確に示すことが必要と考えられる。

本章における結果とDavis *et al.* (1992, 2005) を元に較正およびImage Volume算出の手順をFig. 3-7にまとめた。現行VPR II では視野内にプランクトンが写った場合でも、ROIとして抽出されない限り画像として記録されない。したがって、より多くの鮮明な画像を記録するため、事前の実験で得られた最適範囲にあるパラメーターよりも低い値に設定し、画像の記録を優先することが必要である。この場合、DOFの範囲外の画像も記録されるが、画像記録後、本章で示したように、輝度階調を元にして一定の視野の範囲内にある画像を再抽出することで、定量的な結果が得られ

る。Davis *et al.* (1992, 2005) は較正時に、画像取得に適したパラメーターとDOFを目で見て主観的に決定したが、本章の手順を用いることで、より客観的に較正を行うことが可能となった。

Fig. 3-4の結果では、Seg-Tを高くすると、カメラに近い側だけでなく、カメラから遠い側、すなわちストロボに近い側でもROIの抽出が行われた。VPRではカメラの光軸に対し、斜め横(10~20°)からストロボ光を照射し、疑似的な暗視野下でプランクトンを記録する(Fig. 3-2)。しかし、カメラ光軸とストロボの照射範囲の関係から、カメラから遠くなると共に、対象物の背後からだけでなく、横から光が当たる割合が増え、その結果、対象物の輪郭が強調されたためと考えられた。鮮明なゼラチン質プランクトン画像を記録するためには、カメラとストロボ光と照射角度の検討

Calibration

VPR optical unit set in a seawater tank

Plankton object set on the micro-positioning stage

1. Seg-T and Sob-T sensitivity test

- move plankton object along the optical axis
- check ROIs extracted position (Dz) by changing Seg-T and Sob-T

2. DOF sensitivity test

- move plankton object along the optical axis
- plankton images record at every 1 cm
- brightness gradient check
- find the min. brightness gradient in the DOF

3. Field of view (Dx and Dy) check using translucent rule

4. Threshold determination

- mapping the relationship between Seg-T, Sob-T and Dz/Dz
- optimal Seg-T and Sob-T selection
- set a bit less value of threshold in order to cover out-focus area

After observation

1. Re-extract image using min. brightness level

2. Image volume calculation

- using Dx, Dy and DOF
- DOF is estimated from the position of min. brightness gradient

Fig. 3-7. VPR calibration and image volume calculation procedure based on this study modified from Davis *et al.* (1992, 2005). Seg-T and Sob-T: Segmentation and Sobel threshold, DOF: Depth of field, Dx, Dy and Dz: Field of view of the x, y, z axis, respectively.

も必要である。また、クラゲなどのゼラチン質プランクトンでは、輪郭の抽出が難しく、透明なため輪郭が途切れる場合もある。SIPPER (Samson *et al.*, 2001) ではラインスキャンカメラで2方向から撮影することでゼラチン質プランクトンを鮮明に記録するとともに、対象物の3次元的な画像を記録し、バイオマス換算への利便性をあげている (Samson *et al.*, 2001)。VPR II でもリング状の照明にするとといった改良により鮮明な画像の取得は可能と考えられる。

VPR II では、Seg-TおよびSob-T以外にROIの抽出に関わるパラメーターとしてGrowth ScaleやMin. Join Distanceがある。このパラメーターの設定を変えることで、全く記録されない、あるいは途切れた輪郭の一部のみが記録され、断片を1個体として認識されることを防ぐことも可能である (Davis *et al.*, 2004)。特にMin. Join Distanceは、ゼラチン質プランクトンのように透明で輪郭が途切れやすい対象物に対し、個体全体を確実に記録するために重要なパラメーターと考えられる。数字を大きくするほど途切れた断片を同一ROIとして記録可能となるが、本研究で使用した装置では設定最大値の500では抽出されるROIのサイズが大きくなり、フレームレートが低下した。本研究では、観測海域において事前にテストを行い、このパラメーターを100 (単位はpixel) に設定した。本研究ではカメラ画素数が縦横とも1024pixelであり、この値は約10%に相当する。この設定では断片として記録された画像はなかったが、対象とする生物の大きさや抽出されるROIの大きさを考慮してMin. Join Distanceを客観的に決定する手法についても検討が必要と考えられる。また、観測海域の濁度や密度、明るさの違いによる光学系への影響も考慮する必要がある。

第4章 メソ動物プランクトンの個体数密度把握におけるVPR II とMOCNESSとの比較

4.1. はじめに

VPRで記録されたプランクトン画像は常に種の判別ができるわけではなく、画像から判別した分類群を検証するためプランクトンネットなどによる試料採集を必要とする。また、VPRで得られたプランクトンのデータが、従来のネット採集の結果と比較してどのように違うのか、またどのような特徴を持つのか把握も必要である。Benfield *et al.* (1996) はGeorges Bankの70 m以浅の5層において、VPRとMOCNESS (Weibe *et al.*, 1985) を用いて、体長2 mm以下のプランクトン群集を対象に分類群ごとの個体数密度を比較した。その

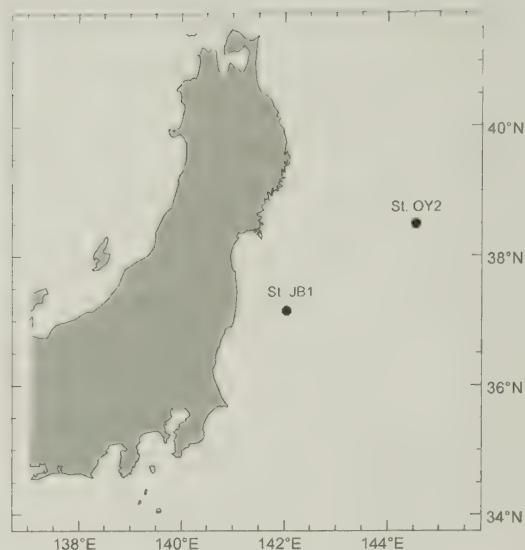


Fig. 4-1. Location of the sampling areas during 2003 in the Oyashio and Transition Zone off the Sanriku coast, eastern Japan.

結果、個体数で優占していたカイアシ類 (Copepoda) や翼足類 (Pteropoda) ではVPRとプランクトンネットではほぼ同様の個体数密度を示したが、個体数密度の低い分類群はVPRで記録されず、逆にネットで採集されなかったクラゲ類 (Hydrozoa) はVPRで多く記録された。しかし、Benfield *et al.* (1996) は70 m以浅の5層で比較したのみであり、VPRの視野が 6.0×4.5 mmと狭く設定され濾水量が少なかったため分類群ごとの分布傾向を明らかにするに至っていない。VPRとプランクトンネットとの比較はBenfield *et al.* (1996) が報告した一例のみであり、ゼラチン質プランクトンを対象とした報告や、中・深層でVPRを用いた研究例はない。

本章では、黒潮親潮移行域および親潮域の表層～中層でVPR II を用いた観測とMOCNESSによるプランクトン採集を行い、クラゲ類、クシクラゲ類に注目しながら2～20 mmの中・大型プランクトン群集を対象として、分類群ごとの分布個体数密度をVPR II とMOCNESS間で比較し、VPR II データの有効性を検討した。さらに、プランクトンの分布や現存量把握を高精度かつ効率的に行うため、VPR II とプランクトンネット採集における個体数密度の相違とその要因について考察した。

4.2. 方法

4.2.1. 観測

観測は、2003年7月に本州東方の黒潮親潮移行域

Table 4-1. Sampling date, cast name, time, location and maximum attained depth of VPR II and MOCNESS at each station

St.	Date	Cast Name	Start time	End time	Location	Attained depth (m)
OY2	July 23, 2003	VPR13	9:42	11:31	38-30°N 144-30°E	506
		MOC2	12:33	13:37	38-30°N 144-30°E	500
		VPR14	14:17	16:23	38-30°N 144-30°E	502
JB1	July 25, 2003	VPR18	9:37	11:26	37-10°N 142-00°E	504
		MOC3	12:31	13:51	37-10°N 142-00°E	500
		VPR19	14:53	16:26	37-10°N 142-00°E	508

(St. OY2, 38-30 N, 144-30 E) と親潮水域 (St. JB1, 37-00 N, 142-00 E) に設けた測点 (Fig. 4- 1) で、水産総合研究センター遠洋水産研究所調査船「俊鷹丸」を用いて行った。曳航体 (V-Fin Type 129, YSI Inc.) に VPR II (Davis *et al.*, 2004; 2005), CTD (Falmouth Scientific Inc. MCTD), 蛍光光度計 (Seapoint Sensors Inc. SCF), 濁度計 (Seapoint Sensors Inc. Turbidity Meter), 光量子計 (Biospherical Instruments Inc. QPC-200L) の各環境センサーおよびフローメーター, ジャイロセンサー, 水中高度計を取り付け, 画像と同

時に各データを取得した (Fig. 4- 2)。VPR II のカメラおよびストロボユニットは, 耐水圧800 dbのアルミダイキャスト製ハウジングに収めた。VPR II のカメラは画素数が1024 × 1024 pixelの白黒CCDカメラであり, カメラ視野は幅43 × 高さ44 mmにセットした。観測前に海水中で0.5 mmのスケールを撮影し, 画像の1 pixelあたり長さを決定した。本研究では0.042 mm/pixelであった。なお, 観測前にカイアシ類と管クラゲを用いて第3章で示した手法にしたがって校正を行い, 画像取得に関わるパラメーターを決定すると



Fig. 4-2. Photographs of the VPR II system on the R. V. Shunyo-Maru.

ともに、合焦範囲決定に必要な輝度階調の最大値に関する情報を取得した

VPR II の曳航は次の手順で行った。観測開始位置で停船し、安全のためVPR II を25 m深まで降下、船速を1 ktに上げた後、0.2 m/sでケーブルを繰り出し最大深度（約500 m）まで降下させた。最大深度で曳航体の姿勢が安定した後、船速を2 ktに上げ、ケーブルを0.2~0.3 m/sで巻き上げた。VPR II が記録した視野体積（プランクトンネットの濾水量に相当）を増やすため原則として深度500 mから50 m深毎に5分間ずつ水平曳航した（Fig. 4-3）。

プランクトンネットにはMOCNESS- 1（開口部1 m²、網目幅0.35 mm; Weibe *et al.*, 1985）を使用し、25~100, 100~200, 200~250, 250~300, 300~350, 350~400, 400~450および450~500 mの8層から試料の採集を行った。試料は最終濃度が5%となるよう中性ホルマリンで固定した。

俊鷹丸ではVPR II による観測とネット採集は同時に行えないため、昼間、同じ観測点でVPR II 観測、ネット曳網、VPR II 観測の順で観測を行った（Table 4-1）。観測中に水塊構造が変化し、ネットとVPR II との比較ができない可能性があったため、曳航体に搭載したCTDで得られた水温、塩分などの鉛直物理構造に大きな変化がないか検討するとともに、ネットを挟んで行ったVPR II の観測結果について、採集深度ごとに

分類群別の個体数密度の有意差検定（Mann-Whitney *U*-test）を行い、個体数密度に有意差が認められなかった（ $p > 0.5$ ）VPR II の観測データをネット採集結果と比較した。また、観測中は調査船に設置された超音波式多層流向流速計（Teledyne RD Instruments Inc. OS38PA）で海流変化を記録した。

4.2.2. VPR II およびプランクトンネット試料の解析

プランクトンの逃避の影響を最小限とするため、最深深度に到達し曳航速度2 ktになった以後のVPR II のデータを使用した。VPR II が記録する一定の視野体積（Image Volume）の計算に必要な被写界深度（Depth of Field, DOF）は第3章で示した手法にしたがって求め、輝度階調の最大値が100以上の画像をImage Volume内のデータとして使用した。この時のImage Volumeは 1.9×10^{-4} m³であった。VPR II の濾水量は、1 m深毎のVPR II の通過時間（s）、平均フレームレート（25 fps）およびImage Volume（m³）を乗じた値から求めた。プランクトンネット採集結果と比較するため、VPR II で記録されたプランクトンの個体数密度は、ネット採集層と同じ8層について算出した。

画像表示ソフトウェア（ThumbsPlus 4.5J, ビレッジセンター（株））を使用し、VPR II で記録された画像の中からゼラチン質プランクトン画像ならびに対比のためのカイアシ類（Copepoda）、放散虫類（Radiolaria）の

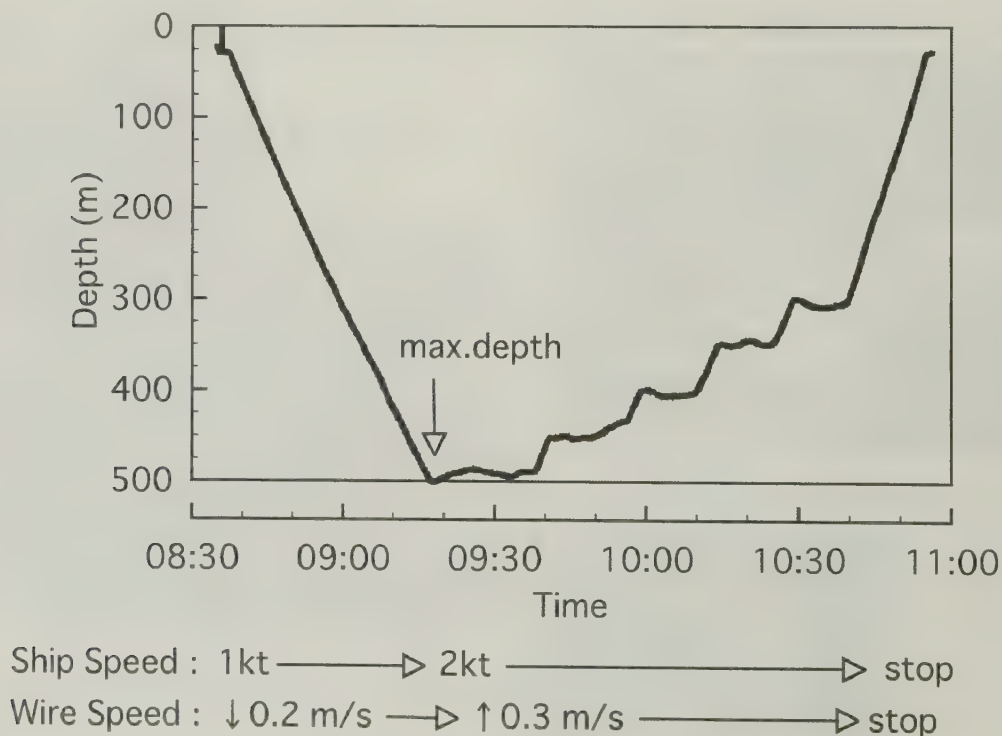


Fig. 4-3. An example of the vertical profile of the VPR II track.

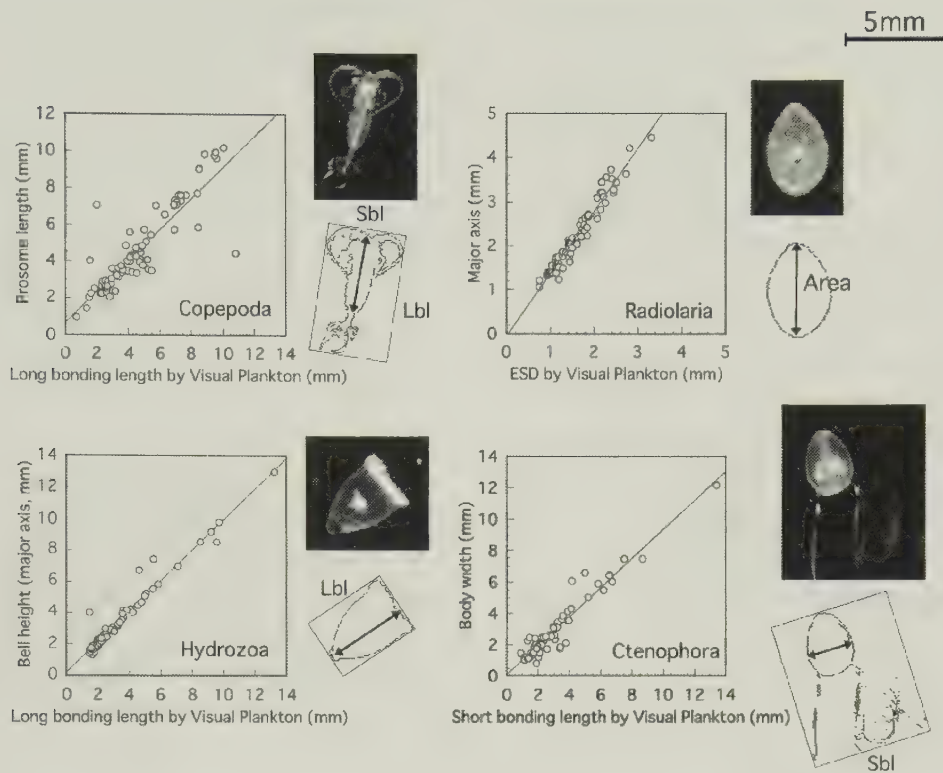


Fig. 4-4. Representative VPR II images of zooplankton groups. Scale bar for all plankton images is equivalent to 5mm. Upper four graphs are the relationship between the automatic measurements made by VPR II interface software (Visual Plankton) and visual measurements by manual use of the image processing software. The regression equations are shown in the text. Illustrations are the measurement image. Short bonding length (Sbl), long bonding length (Lbl) and area measured by Visual Plankton, distances are shown by arrowheads.

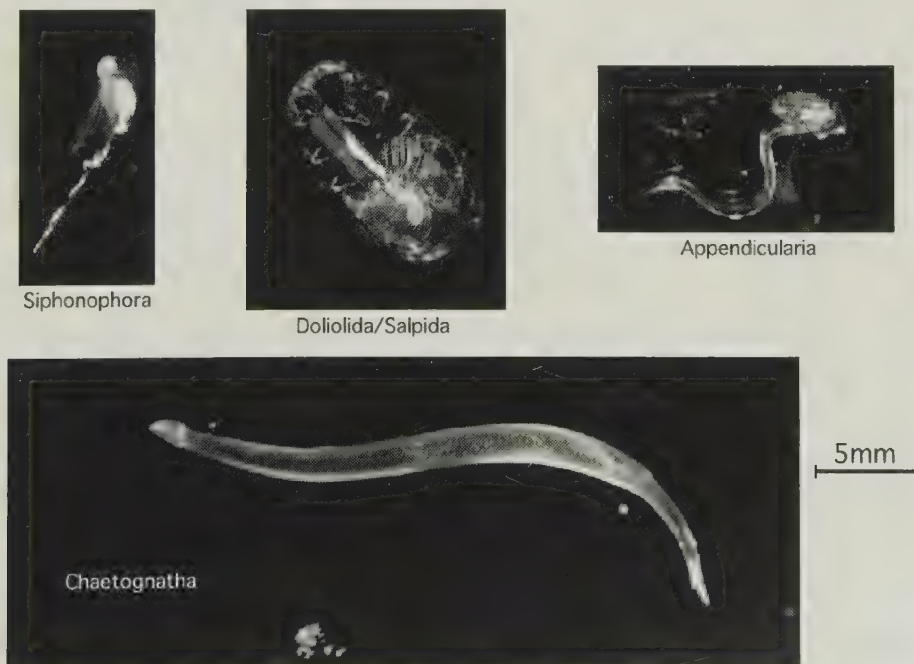


Fig. 4-4. Continued. Significant coefficients of correlation were not acquired for these zooplankton groups.

画像を手動で選別した。選別されたゼラチン質プランクトン画像はヒドロクラゲ類 (Hydrozoa)、管クラゲ類 (Siphonophora)、クシクラゲ類 (Ctenophora)、サルパ・ウミタル類 (Doliolida/Salpida)、尾虫類 (Appendicularia) および毛顎類 (Chaetognatha) に分けた (Fig. 4-4)。分類したプランクトン画像はネット採集試料と同一の大きさの範囲で比較するため計測を行った。画像解析ソフトウェア (ImagePro Plus ver.4.5, プラネトロン (株)) を用いてプランクトンの長さ (または長径と短径)、および面積を計測し (Fig. 4-4)、得られた結果をVPR II の付属ソフトウェア (Visual Plankton) による自動計測結果と比較した。その結果、有意な相関が得られた分類群については自動計測結果を、それ以外の分類群については画像解析ソフトウェアによる手動計測結果を用いてネット計測結果と比較するための長さを求めた。有意な相関が得られたのは以下の4分類群である (Fig. 4-4)。

カイアシ類:

$$\text{Prosome length} = 0.84 \text{ Lbl} + 0.66$$

$$(r = 0.883, p < 0.001, n = 91)$$

放散虫類:

$$\text{Diameter (major axis)} = 1.42 \text{ ESD} - 0.04$$

$$(r = 0.976, p < 0.001, n = 79)$$

ヒドロクラゲ類:

$$\text{Bell height (major axis)} = 0.97 \text{ Lbl} + 0.22$$

$$(r = 0.976, p < 0.001, n = 69)$$

クシクラゲ類:

$$\text{Body length} = 0.87 \text{ Lbl} - 0.19$$

$$(r = 0.903, p < 0.001, n = 61)$$

ここで、Lbl: Visual Planktonによる自動計測結果でプランクトンを矩形で囲んだ長辺の長さ、ESD: プランクトンの面積 (area) から換算したESD (equivalent sphere diameter) である。今回使用したVPR II の解像度 (約0.04 mm/pixel) では、50 pixel以下のプランクトン画像で解像度が足りず分類群の識別が困難な場合

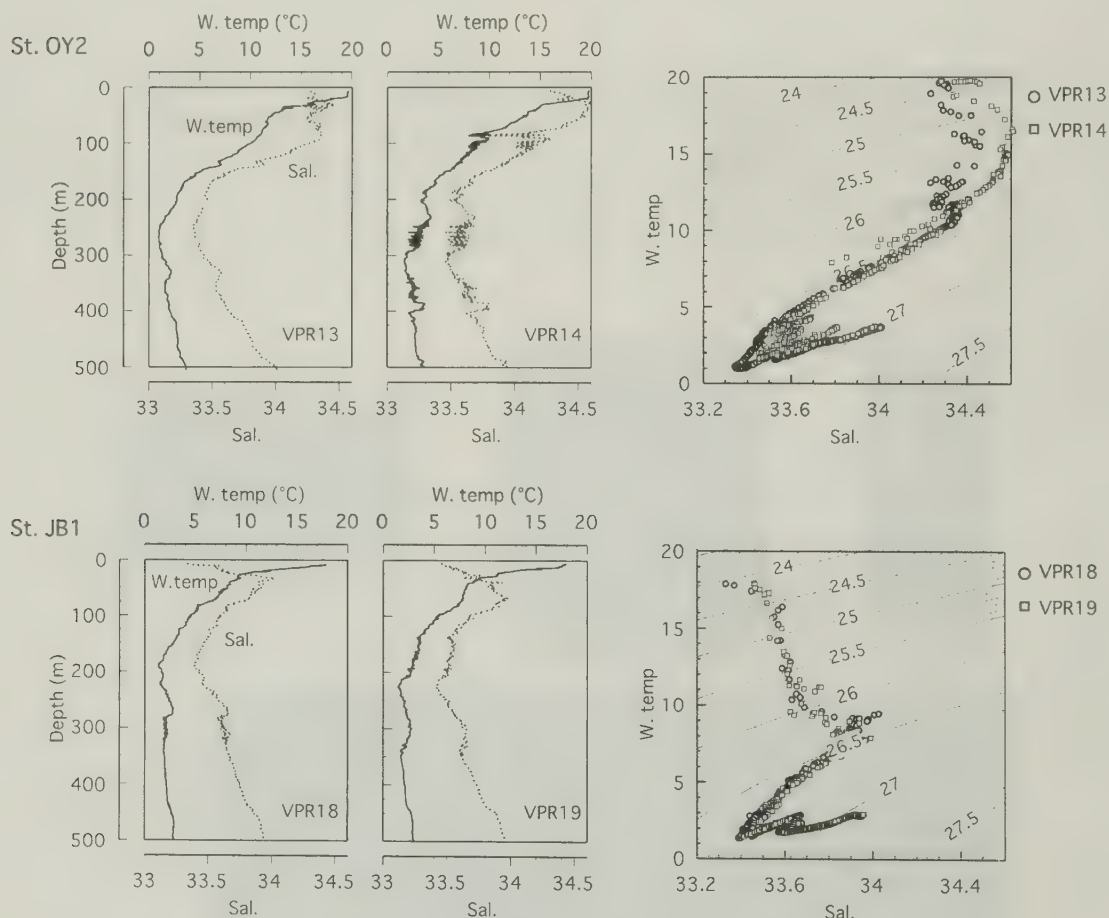


Fig. 4-5. Vertical profiles (left panels) and T-S diagrams (right panels) of water temperature and salinity measured during each VPR II cast using the CTD profiler mounted on VPR II. Solid lines show water temperature and dotted lines show salinity.

があったため、50 pixel以上（長さ2 mm以上）のプランクトン画像をプランクトンネットとの比較対象とした。また、VPR IIではプランクトンを1方向のみから写した2次元の画像として記録するため、プランクトンの姿勢や向きによってネット採集試料と同一部位を計測できない場合がある。本研究では自動計測サイズからの換算によって対象とする計測部位の長さが平均化されたと仮定して比較を行った。

ネット試料は採集量に応じて最大1/64まで分割し、種あるいは属段階で計数および計測を行った。プランクトンの計測は、接眼マイクロメーターを装着した光学顕微鏡下で行い、プランクトンの長さに応じて0.5以下、0.5~1、1~2、2~5、5~10、10~20、20 mm以上の7つに区分し、分割後の全数について計測した。サルパ・ウミタル類、毛顎類およびカイアシ類はVPR IIに合わせて2 mm以上の個体を比較対象とした。ヒドロクラゲ類、管クラゲ類、クシクラゲ類は、破損などのためVPR IIと比較する大きさの計測が困難な場合があり、2 mm以下も含めた全数を比較対象とした。尾虫類は、VPR IIでは虫体単独と虫体・ハウス共に画像として記録されたが、ネット採集試料では虫体しか計測できなかったため、これも全数を比較対象とした。

VPRでは濾水量が少ない場合、十分な個体数が得られず過小評価となる（Benfield *et al.*, 1996）。今回のVPR II観測で濾水量が十分であったか判断するため、ネットと比較した層におけるVPR IIの濾水量およびVPR IIで得られた個体数密度から、以下の式を用いてプランクトンが検出されない確率（Probability of non-detection, p_{nd} ）を計算した（Benfield *et al.*, 1996）。すなわち、

$$p_{nd} = e^{-\lambda v}$$

ここで λ は個体数密度、 v はVPR IIの濾水量である。本研究では p_{nd} が0.05以下の場合、濾水量が十分で個体数が過小評価になっていなかったと仮定した。

4.3. 結果

4.3.1. 海況

St. OY 2（VPR13,14）およびSt. JB 1（VPR18,19）における500 m深までの水温、塩分の鉛直構造をVPR II観測ごとに示した（Fig. 4-5）。いずれの測点でも50 m以浅に季節躍層が発達しており、200~300 m深に水温および塩分極小が認められた。St. OY 2は100 m深の水温が10℃台であり黒潮親潮移行域、St. JB 1は100 m深で4℃台と低く、常磐沖に張り出した親潮水の残存と考えられた。St. OY 2におけるVPR IIの観測間の比較では、VPR14において200~400 m深の一部に

水温、塩分の細かな変動が認められたが、TSダイアグラムで比較した場合でも500 m深までの水塊構造には大きな差は認められなかった（Fig. 4-5）。また、St. JB 1においてもVPR18, VPR19の水塊構造は一致しており、VPR IIおよびプランクトンネットの観測中、水塊構造に大きな変化は認められなかった。いずれの測点でも表層の流れは0.2 kt以下であった。

4.3.2. VPR IIとプランクトンネットの個体数密度の比較

St. OY 2およびSt. JB 1でのVPR II観測（VPR13, 14, 18, 19）とプランクトンネット採集（MOC2, MOC3）で得られた分類群ごとの個体数密度をVPR IIの観測数 $\times$ 8層=32層で比較した（Fig. 4-6）。また、濾水量と個体数密度から計算したVPR IIでプランクトンが検出されない確率（ p_{nd} ）が0.05以上の場合を図中の△で、0.05以下を○で示した。カイアシ類と放散虫類は、比較した95%以上の層で p_{nd} が0.05以下であった。しかし、ヒドロクラゲ類、クシクラゲ類、サルパ・ウミタル類、尾虫類および毛顎類で p_{nd} が0.05以下となったのは、それぞれ41, 22, 16, 41, 38%であり、管クラゲ類では6%しか0.05以下を満たしていなかった。

カイアシ類で p_{nd} が0.05以下となった採集層では、VPR IIとプランクトンネット間で有意な相関（ $r = 0.52, p < 0.05, n = 29$ ）が得られたが、回帰分析の結果は $y = 0.50x + 6.00$ （ $r^2 = 0.26, p < 0.01, n = 29$ ）となり、有意な説明係数（ r^2 ）は得られなかった。回帰式から大きく外れたのはSt. JB 1の450~500 m層で、ネットの個体数密度は34.4 個体/m³であったのに対し、VPR18, VPR19はそれぞれ18.7, 15.7 個体/m³であった。放散虫類はVPR IIとプランクトンネット間で有意な相関は得られず、ネットに対してVPR IIで個体数密度が高くなる傾向が認められた。同様の傾向は、ヒドロクラゲ類およびサルパ・ウミタル類で p_{nd} が0.05以下となった採集層でも認められた。クシクラゲ類はVPR IIでのみ完全な個体が確認され、ネットではほとんど採集できず、また固定によってBeroe属以外は溶解あるいは破損し計測できなかった。一方、毛顎類は p_{nd} 値にかかわらず、比較したすべての採集層でVPR IIに対してプランクトンネットの個体数密度が高かった。管クラゲ類は2層のみで p_{nd} が0.05以下となったが、いずれもネットで個体数密度が高かった。尾虫類は、 p_{nd} が0.05以下ではネットで多い傾向が認められたが、個体数密度の最大値は p_{nd} が0.05以上となった採集層のVPR IIで得られ、ネット個体数密度に較べ10倍以上高かった。

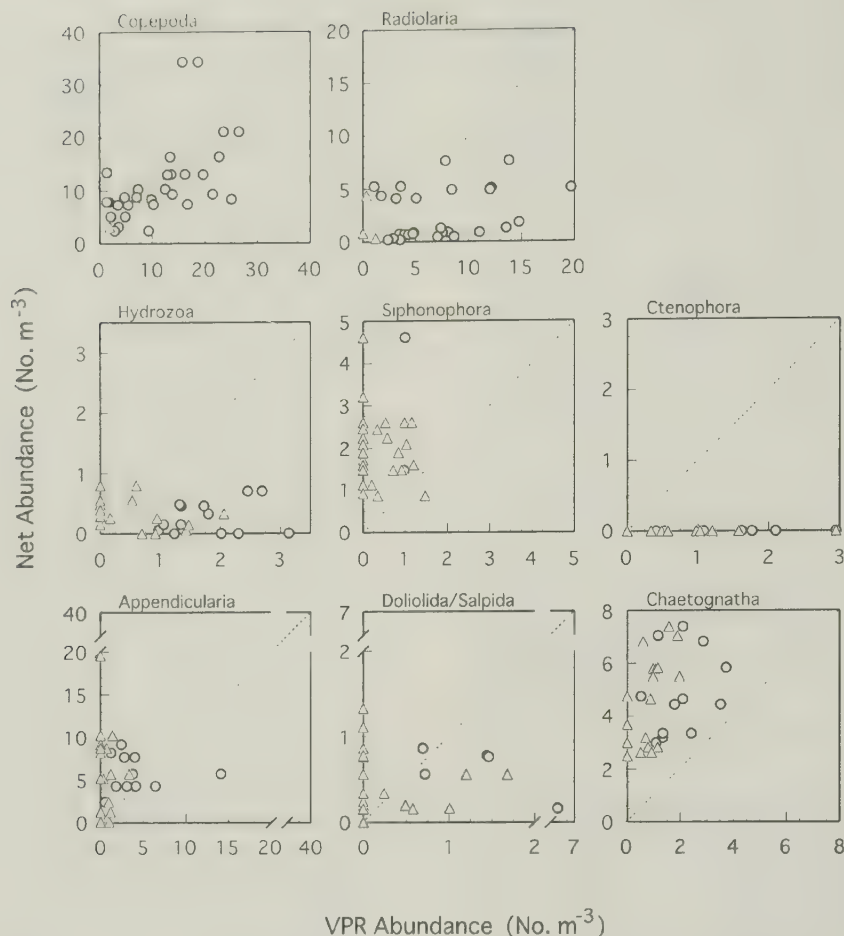


Fig. 4-6. Comparison between zooplankton abundance measured with VPR II image and sampled by MOCNESS. Open circles show the data of probability of non-detection (p_{nd}) < 0.05, open triangles show p_{nd} > 0.05 and dotted lines show $y = x$.

4.3.3. カイアシ類、ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の個体数密度

VPR II および MOCNESS を比較した結果、ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類ではプランクトンネットに較べて VPR II で個体数密度が多いことが明らかになった。そこで、従来の結果と比較するため、VPR II とネットではほぼ同じ結果が得られたカイアシ類とヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類について 25~500 m 層の平均個体数密度を示した (Table 4-2)。25~500 m 層で平均した場合でも、VPR II の濾水量とカイアシ類、ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の個体数密度から計算した p_{nd} は全て 0.05 以下であった。カイアシ類では、プランクトンネットに対する VPR II の個体数密度の比 (VPR / Net) は 0.8~0.9 となり、25~500 m 層の平均個体数密度でも Fig. 4-6 と同様に VPR II とネットの個体数密度の比はほぼ 1 となった。VPR II で得られたヒドロクラゲ類の個体数密度は、St. OY 2 の VPR13, VPR14 でそれぞれ 1.2, 1.3 個体/m³, St. JB 1

の VPR18, VPR19 でそれぞれ 0.8, 1.1 個体/m³ となり、ネットの採集結果に較べ 2.2~4.5 倍高い個体数密度を示した。VPR II で得られたクシクラゲ類の 25~500 m 層の平均個体数密度は、St. OY 2 の VPR13, VPR14 でそれぞれ 0.8, 0.5 個体/m³, St. JB 1 の VPR18, VPR19 でそれぞれ 0.6, 0.6 個体/m³ となり、ヒドロクラゲ類とほぼ同じか半分程度であった。

カイアシ類の個体数密度に対するヒドロクラゲ類の個体数密度の比 (Table 4-2) は、VPR II で 0.07 (VPR18) ~ 0.16 (VPR14) の範囲であり、ネットでは MOC2, MOC3 とともに 0.03 であった。いずれの測点でもカイアシ類に対するヒドロクラゲ類の割合は VPR II で高く、St. OY 2 では VPR II が最大で 5 倍高かった。カイアシ類の個体数密度に対するクシクラゲ類の個体数密度の比は 0.05 (VPR19) ~ 0.11 (VPR13) となり、カイアシ類に対するヒドロクラゲ類の比に匹敵した。

Table 4-2. Copepoda, Hydrozoa and Ctenophora abundance (No./m³) and the ratio of Hydrozoa and Ctenophora abundance to Copepoda estimated from VPR II images and from MOCNESS samples averaged over 25 to 500m. The numbers in parentheses are the ratio of VPR II to MOCNESS for each zooplankton group at each station

St.	Cast	Copepoda	Hydrozoa	Ctenophora	Hydrozoa/Copepoda	Ctenophora/Copepoda
OY2	VPR13	7.9 (0.9)	1.2 (4.1)	0.8	0.15	0.11
	VPR14	7.7 (0.9)	1.3 (4.5)	0.5	0.16	0.06
	MOC2	8.8	0.3	0	0.03	
JB1	VPR18	11.0 (0.8)	0.8 (2.2)	0.6	0.07	0.06
	VPR19	11.8 (0.9)	1.1 (3.3)	0.6	0.10	0.05
	MOC3	13.2	0.3	0	0.03	
Average±SD	VPR	9.59 ±2.1	1.08 ±0.2	0.63 ±0.2	0.12	0.07
	net	11.02 ±3.1	0.31 ±0.04		0.03	

4.3.4. ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の大きさ別個体数密度

ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類について、VPR IIで得られた全データの大きさ別個体数密度の平均値をFig. 4- 7に示した。ヒドロクラゲ類は、傘幅3～5 mmの個体が占める割合が最も高く、次いで5～10, 2～3, 10 mm以上の順で多く、10 mm以下の区分で個体数全体の89%を占めた。VPR IIで記録された個体の最大径は14.0 mmであった。クシクラゲ類は、体長2～3 mmの個体数密度が最も高く、大きさが増大するとともに個体数密度は減少する傾向が認められた。体長5 mm以下の区分が個体数全体の87%を占めた。

プランクトンネットに比べ、VPR IIで個体数密度が高い傾向が認められたヒドロクラゲ類について、VPR IIとネット間で大きさごとに個体数密度を比較した(Fig. 4- 7)。傘幅10 mm以上の区分でVPR IIとネットの個体数密度の差は小さかったが、10 mm以下でその差は大きくなり、傘幅2～3 mmのヒドロクラゲ類はVPR IIのみで確認された。また、解像度の関係からVPR IIデータと直接の比較できない傘幅2 mm以下のヒドロクラゲ類もネット採集試料では確認できなかった。プランクトンネットで確認されたヒドロクラゲ類は主に*Aglantha* 属で、VPR IIでも同じ*Aglantha* 属と考えられる画像が確認された。

4.4. 考 察

4.4.1. VPR IIとプランクトンネットとの比較

本章では、VPR IIとプランクトンネットで得られたカイアシ類の個体数密度の間に有意な相関関係が認められたが(Fig. 4- 6)、有意な説明係数は得られず回帰直線の傾きも1以下となった。VPR IIとネットでは観測時刻も異なり、厳密には採集された緯経度も異なる。海洋の動物プランクトンでは、同一地点においてネットで繰り返し採集した場合でも個体数密度の変動係数は15～300 %となり(Cushing, 1962)、Wiebe and Holland (1968)は過去のデータを整理し、約25～400 %の範囲内に収まるとした。今回の観測結果におけるカイアシ類の変動係数は約22 %であり、過去に報告された変動係数の範囲内にあった。また、カイアシ類では、VPR IIとネットを比較した採集層の95 %以上でプランクトンが検出できない確率(Probability of non-detection, p_{nd})が0.05以下であったことから、Benfield *et al.* (1996)が指摘したVPR IIの濾水量不足による過小評価の影響は少なかったと考えられた。本研究ではMOCNESSと同じ2 kt以上(約1 m/s以上)でVPR IIを曳航した場合のデータを用いた。しかし、説明係数の値は小さく回帰直線の傾きが1より小さかったことから、MOCNESSでは牽引索や網枠などを原因とする逃避や乱流の影響の結果、過小評価となった可能性も示唆される。Baumgartner (2003)は、カイアシ類(*Calanus finmarchicus*)が0.75 m/sで曳航したOPCからも逃避したことを示し、OPCの開口部が小さいことをその理由とした。VPR IIでは画像として記録される部分は枠などで囲まれておらず、水圧変化や乱流のような物理的な影響も少ない構造であること、さらに曳航速度が1 m/s以上と早いことから、Baumgartner

2003)のような逃避の影響は少なかったと考えられたが、この点については、VPR IIの曳航方法や曳航体を変えるなどして検討が必要である。Davis et al. (2005)では、こうした逃避や乱流などの影響を最小限とするため、3次元方向に移動可能な新しい曳航体を提案している。ネット採集において破損の影響が少ないと考えられるカイアシ類で、VPR IIまたはネットのどちらかの個体数密度が極度に大きくならず、有意な正の相関関係が得られたことは、VPR IIで得られたデータの有効性を示すものと考えられた。

これに対し、放散虫類とヒドロクラゲ類の個体数密度は、プランクトンネットよりVPR IIで高い傾向が認められた (Fig. 4-6)。さらに、VPR IIで個体数密度が過小評価になる可能性が高い採集層 ($p_{nd} > 0.05$ の層)においても、ネットよりVPR IIの個体数密度が高い場合があった (Fig. 4-6)。放散虫類は、ネット採集試料中で他のゼラチン質プランクトンや放散虫類同士で絡み合うことが多く、破損による影響と併せて顕微鏡下での計数には困難が伴う。VPR IIでは、ほぼ全ての放散虫類が1個体ずつ独立して分布して記録されており、こうした要因がネットの過小評価につながったと考えられた。一方、ヒドロクラゲ類は、一般にネット採集による物理的な破損や固定による収縮・溶解で現存量が過小評価になることが指摘されている

(Harbison et al., 1978; Beaulieu et al., 1999; Warren et al., 2001)。今回、傘幅3 mm以下のヒドロクラゲ類の個体は、ネット採集試料から確認できなかったがVPR IIでは確認され、また小型個体ほどネットとの個体数密度の差が広がる傾向が認められた (Fig. 4-7)。小型個体ほど、採集や固定による物理的破損の影響を受けやすいこと、また、ヒドロクラゲ類自身の脆弱性がネット採集結果における過小評価につながったと考えられた。一方、クシクラゲ類では、ネット採集時の物理的な破損だけでなく (Harbison et al., 1978; Falkenhaus, 1996), *Bolinopsis mikado* では固定による溶解が (Kasuya et al., 2000), *Pleurobrachia bachei* や *P. pileus* では収縮が指摘され (Thibault-Botha and Bowen, 2004), 採集後の固定・保存方法による損失も大きいとされる。本研究では、動物プランクトン用の固定液として一般的な中性ホルマリンで固定した試料を用いて比較したため、ネット採集自体を過小評価の要因とすることはできない。しかし、クシクラゲ類は、従来からネット採集による物理的な破損が指摘され (Harbison et al., 1978; Falkenhaus, 1996), また、VPR IIの結果では体長5 mm以下の小型個体が多いこと (Fig. 4-7), ネットでは500 m深から長い曳網を行ったことから、物理的な破損の影響も否定できない

と考えられた。Olney and Houde (1993)は、35 mm スチルカメラとネットで同時に比較を行い、脆弱なプランクトンに対するカメラの有効性を示しており、本章の結果でもそれが示された。ただし、ネットではVPR IIの視野 (43×44 mm) 以上の個体も採集されている。VPR IIの視野を超えるような大型個体や分布密度が低い種類については、正確な個体数密度の把握のため、ネット採集あるいは視野を広げた光学系の観測装置 (Graham et al., 2003) との併用が不可欠と考えられた。

管クラゲ類および毛類類では、VPR IIよりネットで個体数密度が高い傾向が認められた (Fig. 4-6)。管クラゲ類は比較した採集層の84%で p_{nd} が0.05以上であり、Benfield et al. (1996)が指摘したように分布密度が低く濾水量が不十分であったためVPR IIで過小評価となったと推察された。また、管クラゲはプランクトンネット採集では群体が壊れやすい。ネット試料の計数では泳鐘のみを数えるといった対策を行ったが、破損などで判断できない場合もあり、その結果、ネット個体数が過大評価となった可能性も指摘できる。毛類類は、比較した採集層のほぼ半分で p_{nd} が0.05以下と

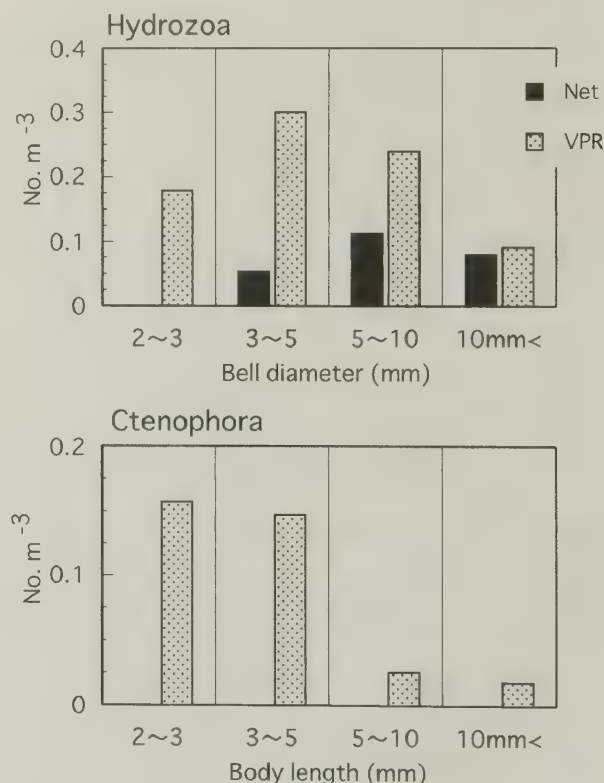


Fig. 4-7. Size-frequency data for Hydrozoa and Ctenophora abundance measured with VPR II (VPR) and sampled by MOCNESS (Net).

なったため、個体数密度の過小評価をVPRⅡの濾水量不足だけで説明することはできない。VPRⅡでは体を曲げた毛顎類が数多く記録されており (Fig. 4-8), VPRⅡのストロボ光による逃避の可能性も指摘できる (Davis *et al.*, 1992)。VPRⅡでは、画像として記録される部分およびその前面に牽引索や杵のような構造物が無い (Fig. 4-2), 物理的な刺激による逃避の影響は少ないと考えられる。しかし、毛顎類はカイア

シ類など他の動物プランクトンより大きく、カメラの視野に対して相対的に大きくなるため、わずかな逃避行動でも記録されない、あるいは個体の一部しか記録されないなどの過小評価につながった可能性がある。VPRⅡは5~7 ktでの曳航が可能であり、また、ストロボを赤色にすることで逃避の問題は改善可能と考えられる (Davis *et al.*, 1992; 2005)。VPRは、プランクトンの斜め後方からストロボを照射し暗視野でプランク



Fig. 4-8. Images of Chaetognatha from the casts of VPR14 and VPR18. Scale bar is 5mm.

トンを記録する (Davis *et al.*, 1992; 2005)。しかし、透明度が高く、背景との輪郭が明瞭でないプランクトン分類群は画像として記録されない場合もあり (市川ら, 2005), その結果, 管クラゲ類や毛顎類が過小評価となった可能性も考えられた。今後, リング状照明を用いるなどの照明装置の改良, さらに全ての画像が記録可能な方式への改良も必要である。

尾虫類は, p_{nd} が0.05以下の場合, プランクトンネットで個体数密度が高い傾向が見られた (Fig. 4-6)。尾虫類の場合, プランクトンネット採集試料では虫体しか残らない。しかし, VPR II ではハウスの中の虫体の大きさまで分からないため, ネット試料では2 mm以下も含め全ての虫体を計数対象とした。その結果, ネット採集試料で個体数密度が高くなったと考えられた。サルパ・ウミタル類は尾虫類とは逆にVPR II で高い傾向が認められ, その中でもVPR II の個体数密度が特に高くなった場合があった。同様の結果は尾虫類でも認められた。サルパ・ウミタル類では濃密な群集団を形成することが知られている (Tsuda and Nemoto, 1992)。VPR II による親潮域の表層の観測において, 2000 mを移動する間に10倍以上の尾虫類の個体数密度差を観測した (市川, 未発表)。VPR II で個体数密度が高くなった要因として, ネット採集による物理的な破損の影響以外に尾虫類, サルパ・ウミタル類に見られる強い群集団を形成するといった特徴が影響した可能性も考えられる。

4.4.2. VPR II によるヒドロクラゲ類, クシクラゲ類の個体数密度

日本近海では, 本州東方海域において小達 (1994) が長期にわたりプランクトンネットの鉛直曳網によって採集された試料を解析している。しかし, 個体数の上でクラゲ類, クシクラゲ類が全プランクトンに, あるいはカイアシ類に対して占める割合が分かる報告は少ない (豊川, 2001)。佐藤 (2002) は小達 (1994) のデータを元にゼラチン質プランクトンのデータを整理し, 親潮域におけるヒドロクラゲ類の6, 7月の個体数密度 (日中) は, 1950年代でそれぞれ0.48 ($n = 9$), 1.6 ($n = 12$) (個体/ m^3), 1980年代は6月に14.8 個体/ m^3 ($n = 3$) とした。これらは150 m以浅のデータであり, 1980年代のデータは観測数が3測点のみで少なく, ばらつきの程度は分からない。今回のVPR II の結果はネット採集よりプランクトンの大きさの計測範囲が狭く, 500 m以浅の平均値であるが, 過去の結果と同等の個体数密度となった。同様に親潮域におけるクシクラゲ類の6, 7月の個体数密度 (日中) は, 1950年代でそれぞれ0 ($n = 9$), 0.004 ($n = 12$) (個体

/ m^3), 1980年代は全く記録されていない。また日中以外を含めた時間帯においても1980年代の薄暮時に記録された0.04 個体/ m^3 が最大値であり今回のVPR II の結果より一桁低い。従来, 一般的に行われてきたプランクトンネットによる採集法において, クラゲ類, クシクラゲ類の個体数密度が過小評価されていた結果と考えられた。

カイアシ類の個体数密度に対するヒドロクラゲ類の割合では, VPR II の結果はMOCNESSに較べ, クラゲ類の個体数密度の割合が2~5倍高かった (Table 4-2)。さらに, カイアシ類の個体数密度に対するクシクラゲ類の個体数密度の割合もヒドロクラゲ類に匹敵するほど高い場合があった。日本周辺の外洋域において, クラゲ類, クシクラゲ類の定量的な研究はほとんどないが, 従来考えられていた以上に生態系における役割が大きいことを示唆するものである。

本章では, プランクトンネット採集による破損の影響が少ないと考えられるカイアシ類の個体数密度について, VPR II とプランクトンネットの間で相関関係が得られ, VPR II を用いた場合でも従来のネット採集と同等のデータが得られることを示した (Fig. 4-6)。さらに, ネット採集時の破損や固定による収縮・溶解などの影響で現存量が過小評価になると指摘されていたクラゲ類, クシクラゲ類の特に小型個体について, ネット採集に対するVPR II の有効性が示された。今後, 季節や海域の異なるデータを蓄積し, ネットとの比較の事例を増やして検証を進めるとともに, ネット採集などと併用することで, 精度の高いゼラチン質プランクトンの現存量の把握が可能と考えられる。また, VPR II の画像だけによる種判別は難しいため, 脆弱な生物に対する新しい採集法の開発も不可欠と考える。一方, 従来のネット採集では, プランクトンの選別および計数・計測に多大な時間と労力を要する。VPR II では画像として記録されたプランクトンの計測を自動で行い, 本章で示した何種かの分類群については, Visual Planktonによる自動計測結果から実際の大きさを見積もることも可能であった (Fig. 4-4)。今後, 画像データから現存量への換算係数の精度を高めることで, ゼラチン質プランクトンだけでなく, カイアシ類のようにVPR II とネットで個体数密度に大きな差が認められない分類群においても, VPR II の画像データを用いて迅速な現存量把握とデータ提供が可能となり, プランクトン研究に貢献するものと考えられる。

第5章 VPR II を用いた親潮域および黒潮親潮移行域の表中層におけるメソ動物プランクトンの現存量および鉛直分布特性

5.1. はじめに

親潮域および黒潮親潮移行域（以下、移行域）は多獲性浮魚類の重要な索餌海域であり、漁業生産にとって重要な海域である。また、北太平洋中層水（North Pacific Intermediate Water, NPIW）を通じた人為起源の炭素の輸送の場としての重要性も指摘されている（Tsunogai *et al.*, 1993; Ono *et al.*, 2000）。しかし、カイアシ類など甲殻類プランクトンや仔稚魚の重要な捕食者であり（Purcell, 1991）、同時に餌をめぐる競合者（Mills, 1995; Shiganova and Bulgakova, 2000）でもあるクラゲ類、クシクラゲ類について、正確な現存量の見積もりや鉛直分布構造に関する知見はほとんどない。さらに、従来のプランクトン採集手法では、物質循環の正確な把握に必要な物理化学的な成分と同じ尺度でプランクトンの分布構造を解析することは難しい。

第4章では、親潮域と黒潮・親潮移行域の25～500 m層において、VPR II（Davis *et al.*, 2004; 2005）で記録された画像とMOCNESS-1（Weibe *et al.*, 1985）による採集結果とを比較した。その結果、カイアシ類の個体数密度はVPR IIとプランクトンネット間ではほぼ等しかったが、クラゲ類はVPR IIが2～5倍多く、クシクラゲ類もVPR IIで多く記録されたことを示した。VPRでは、従来のプランクトンネット採集時に問題となる物理的破損や固定による溶解、収縮・変形などに影響されず、個体数密度を正確に把握できたためと考えられた。さらに、本研究で使用したVPR IIでは25 fpsで画像データが記録可能であり（第4章参照）、1 m深ごとの詳細なプランクトン現存量の把握が可能であった。

本章では、親潮域および黒潮・親潮移行域の表層から中層に分布するクラゲ類、クシクラゲ類現存量の正確な見積もりを試みるとともに、その鉛直分布の特徴を明らかにし、動物プランクトンの中で優占するカイアシ類群集への影響について考察した。さらにカイアシ類の詳細な鉛直分布を解析し、水塊構造との関係および生態系における役割について考察した。

5.2. 方法

5.2.1 観測

三陸沖～釧路沖の親潮域および黒潮・親潮移行域に

設定した測点（Fig. 5-1）で、2003年7月および2004年6～7月に水産総合研究センター遠洋水産研究所調査船「俊鷹丸」を用いて、昼間（8:00～16:00）にVPR II 観測とプランクトンネットによる採集を行った（Table 5-1）。VPR II（Davis *et al.*, 2004; 2005）は曳航体（V-Fin Type 129, YSI Inc.）に搭載し、深度500 mから2 ktで曳航した（第4章参照）。VPR IIのカメラ仕様、画像データ記録方法、およびCTDによる環境データの取得手法は第4章と同一である。

プランクトンネットは、MOCNESS-1（開口部1 m², 網目幅0.35 mm; Weibe *et al.*, 1985）および閉鎖式ノルバックネット（口径0.45 m, 網目幅0.35 mm）を使用し、それぞれ25～100, 100～200, 200～250, 250～300, 300～350, 350～400, 400～450, 450～500 mの8層を曳網した。なお、ノルバックネットにはネット底部にスキャンマー深度計（Scanmar Inc. Depth Sensor HC 4）を取り付け、曳網深度をモニターした。試料は最終濃度が5 %となるよう中性ホルマリンで固定した。

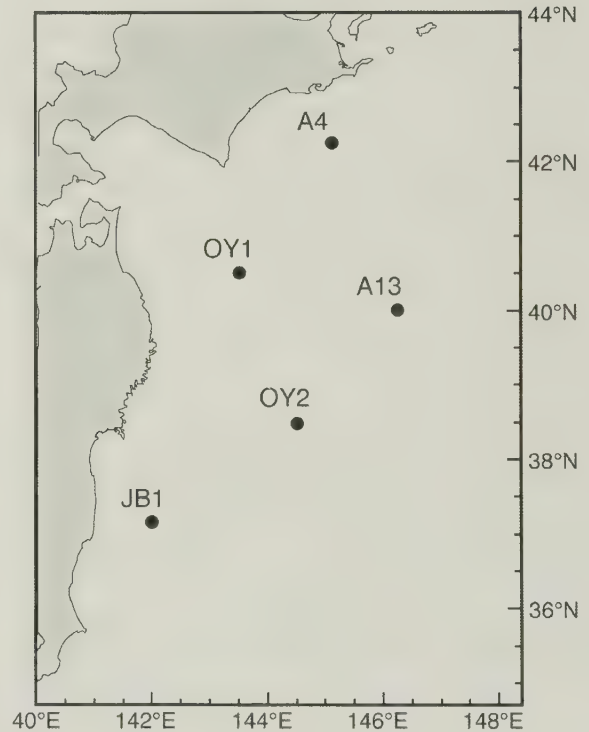


Fig. 5-1. Location of the sampling stations in the Oyashio and Transition Zone off the Joban, Sanriku and Eastern Hokkaido coast, Japan. Stations OY1, OY2 and JB1 were observed during July 2003 and stations A4 and A13 were observed in June and July 2004.

Table 5-1. Sampling date, cast name, time, location and maximum attained depth of VPR II and plankton net for each station. MOC: MOCNESS-1. NOR: Norpac net

St.	Date	Cast Name	Start time	End time	Location	Attained depth (m)
OY1	July 21, 2003	VPR 7	8:30	11:06	40-30°N 143-30°E	508
	July 21, 2003	NOR	12:42	15:14	40-30°N 143-30°E	500
OY2	July 23, 2003	VPR13	9:42	11:31	38-30°N 144-30°E	506
	July 23, 2003	MOC	12:31	13:51	38-30°N 144-30°E	500
JB1	July 25, 2003	VPR18	9:37	11:26	37-10°N 142-00°E	504
	July 25, 2003	MOC	12:31	13:51	37-10°N 142-00°E	500
A4	July 1, 2004	VPR20	8:42	11:14	42-15°N 145-08°E	500
	June 30, 2004	NOR	12:13	14:14	42-15°N 145-08°E	500
A13	June 29, 2004	VPR14	9:48	11:11	40-00°N 146-15°E	502
	June 28, 2004	NOR	12:12	14:13	40-00°N 146-15°E	500

5.2.2. VPR II データの解析

VPR II が記録する一定の視野体積 (Image Volume) は第 3 章にしたがって計算した。輝度階調の最大値が 100 以上の画像をデータとして使用し、この時の Image Volume は $1.9 \times 10^{-4} \text{ m}^3$ であった。VPR II の濾水量は、VPR II が通過した時間を 1 m 深毎に記録データから計算し、通過時間 (s)、平均フレームレート (24 fps) および Image Volume (m^3) を乗じた値から求めた。

VPR II で記録された画像を、画像表示ソフトウェア (ThumbsPlus 4.5J, ビレッジセンター (株)) で表示し、肉眼で識別してカイアシ類 (Copepoda)、放散虫類 (Radiolaria)、ヒドロクラゲ類 (Hydrozoa) およびクシクラゲ類 (Ctenophora) の画像を選別した。さらに、物理構造による影響を調べるため、明らかに生物でないと判断した粒子を懸濁粒子 (Detritus) と定義して選別した。選別した画像の枚数および VPR II の濾水量から、分類群ごとに個体数密度を計算した。なお、ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類は分布密度が低く、1 m 深ごとでは過小評価になると考えられたため、10 m 深ごとの個体数密度および現存量として算出した。カイアシ類、放散虫類および懸濁粒子の分布密度は 1 m 深ごとに算出した。また本章では、密度躍層以浅を表層、以深を中層と定義した。

5.2.3. ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の現存量の計測

ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の大きさは、VPR II 付属ソフトウェア (Visual Plankton) を用いて自動計測した。ヒドロクラゲ類については傘幅 (Bell diameter, BD) と高さ (Bell height, BH) を、クシクラゲ類については体幅 (Body width, BW) と体長 (Body length, BL) を自動計測結果から換算した (第 4 章)。長い触手が写ったヒドロクラゲ類の場合、傘幅 (または高さ) が過大評価され換算式から大きく外れたため、画像解析ソフトウェア (ImagePro Plus ver.4.5, プラネトロン (株)) を用いて画像の傘幅および傘高を手動計測した。触手のみが記録された画像、傘や体の一部しか記録されていない画像は計測対象から除外した。真上または真下から記録され、傘高 (体長) が分からない場合は、傘幅 (体幅) と高さが等しいと仮定して計算した。

ヒドロクラゲ類、クシクラゲ類は、BD, BH および BW, BL から回転楕円体に近似させて体積を計算した。ただし、ヒドロクラゲ類は楕円体体積の 1/2 とした。体積から炭素量へは、比重を 1 と仮定して以下の換算係数 (Bailey *et al.*, 1995) を用いて換算した。

ヒドロクラゲ類: $DW = 0.045 \text{ WW}$ および $C = 0.015 \text{ DW}$
クシクラゲ類: $DW = 0.038 \text{ WW}$ および $C = 0.004 \text{ DW}$
ただし、DW: 乾重量, WW: 湿重量, C: 炭素量である。カイアシ類については、VPR II では種の同定が困難であったため、親潮域の主要大型カイアシ類 3 種 (*Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*, *N. flemingeri*) の平均値とし、Kobari *et al.* (2003) を改変した以下

の式を用いて換算した。

$$\text{Log}_{10} \text{DW} = 3.889 \text{Log}_{10} \text{PL} - 11.203$$

$$C = 0.454 \text{DW}$$

ただし、DW：乾重量、PL：前体部長（Prosome length）、C：炭素量である。クラゲ類の現存量はヒドロクラゲ類、管クラゲ類およびクシクラゲ類を合計した値とし、クラゲ類の日間餌料要求量ならびにカイアシ類の日間生産速度は、Ikeda（1985）から現存量および画像が記録された深度の水温（ネットでは採集層の平均水温）を用いて呼吸速度を計算し、呼吸効率を0.7と仮定して見積もった。

5.2.4. プランクトンネット採集試料の解析

MOCNESS- 1 および閉鎖式ノルパックネットで採集した試料は、採集量に応じて最大1/64まで分割し、クラゲ・クシクラゲ類およびカイアシ類の計数と計測を行った。計測は、接眼マイクロメーターを装着した光学顕微鏡で行い、クラゲ・クシクラゲ類の傘幅（または全長）およびカイアシ類の全長に応じて0.5以下、0.5～1、1～2、2～5、5～10、10～20、20 mm以上の7つに区分し、分割後の全数について計測した。2 mm以下のクラゲ・クシクラゲ類については、破損や変形・収縮により正確な大きさが反映されていない可能性があった。

5.3. 結果

5.3.1. 海洋構造

2003年に観測したSt. OY1、St. OY2 およびSt. JB1、2004年に観測したSt. A4、St. A13の100 m深における水温は、それぞれ7.6、10.0、4.5、1.8、1.9℃で、100 m深の水温を用いた川合（1972）の基準にしたがってSt. OY1、St. OY2 は黒潮・親潮移行域、それ以外は親潮域の測点と判断された（Fig. 5- 2）。2003年の測点はいずれも50～70m以浅に季節躍層が発達していた。蛍光光度計による計測結果では、St. OY1、St. OY2、St. JB1でそれぞれ56、36、25mに極大値が認められ、いずれも季節躍層内に存在した。また、塩分極小層は、St. OY1、St. OY2、St. JB1でそれぞれ250、247、190 m深に認められた。北太平洋中層水（North Pacific Intermediate Water, NPIW）を塩分極小層を含む26.6 ‰以深の水塊と定義（Yasuda, 1997）した場合、St. OY1、St. OY2、St. JB1で26.6 ‰となった深度は、それぞれ129、152、96 mであった（Fig. 5- 2）。2004年の測点でも50 m以浅に季節躍層が発達していたが、2003年の測点に較べて浅く、蛍光光度の極大値はSt. A4、St. A13でそれぞれ32、13 mであった（Fig. 5-

2）。また、2003年の測点では200m以深に塩分極小層が認められたが、2004年の測点では密度極大層以浅の表層で塩分が最も低かった。水温極小層はSt. A4、St. A13でそれぞれ129、150 m深にあった。St. A4、St. A13で26.6 ‰となった深度は、それぞれ80、86 mと2003年の測点に較べて浅かった。2003年、2004年いずれの測点においても表層の流れは0.2 kt以下で、観測中に水温・塩分の鉛直分布に大きな変化は認められなかった。

5.3.2. ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の鉛直分布

VPR II で得られたヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の10 m深ごとの平均現存量の鉛直分布をFig. 5- 3に示した。VPR II で分類群を判別できた大きさの下限はヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類でそれぞれ傘幅0.7 mm（St. JB1, VPR18）、体長0.7 mm（St. A4, VPR20）、上限はそれぞれ傘幅14.0 mm（St. A13, VPR14）、体長18.4 mm（St. A13, VPR14）であった。各測点において、10 m深毎の現存量の平均値（ $\bar{x}$ ）および標準偏差（ σ ）を求め、 $\bar{x} + 2\sigma$ よりも大きな値となった層を分布の極大と定義し、Fig. 5- 3中に○印で示した。ヒドロクラゲ類、クシクラゲ類いずれも海域による鉛直分布構造の違いや特徴は認められなかったが、表層ならびに中層において不連続な分布を示した。ヒドロクラゲ類の分布の極大層は、NPIWの指標とされる26.6 ‰より常に深い深度に形成され、NPIW以浅の表層には分布極大層は認められなかった。St. OY1の500 m付近、St. A13の440～460 m、St. A4の150～180 m付近では1層以上の連続した極大層が認められた。現存量が最大となったのはSt. OY2の490～500 m層で0.35 mgC/m³であった。クシクラゲ類の分布の極大層は、表層およびNPIW層のいずれにも認められ、特にSt. OY2では表層に連続した極大が認められた。表層のクシクラゲ類の分布極大層は、蛍光光度が極大となった深度の直下に認められた。クシクラゲ類の現存量の最大はSt. A13の20～30 m層における0.126 mgC/m³であった。また、クシクラゲ類とヒドロクラゲ類の分布極大層は、St. OY1の480～490 m層以外では一致しなかった。

5.3.3. クラゲ・クシクラゲ類の現存量および餌料要求量

VPR II で記録された画像のうち、計測が可能であった最大値はヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類がそれぞれ傘幅14.0 mm、体長18.4 mmであり、それ以上の大きさ、特にVPR II の視野（43 × 44 mm）を超える個体は、画像から分類群の確定や大きさが計測できなかった。また、ヒドロクラゲ類の現存量が多かった

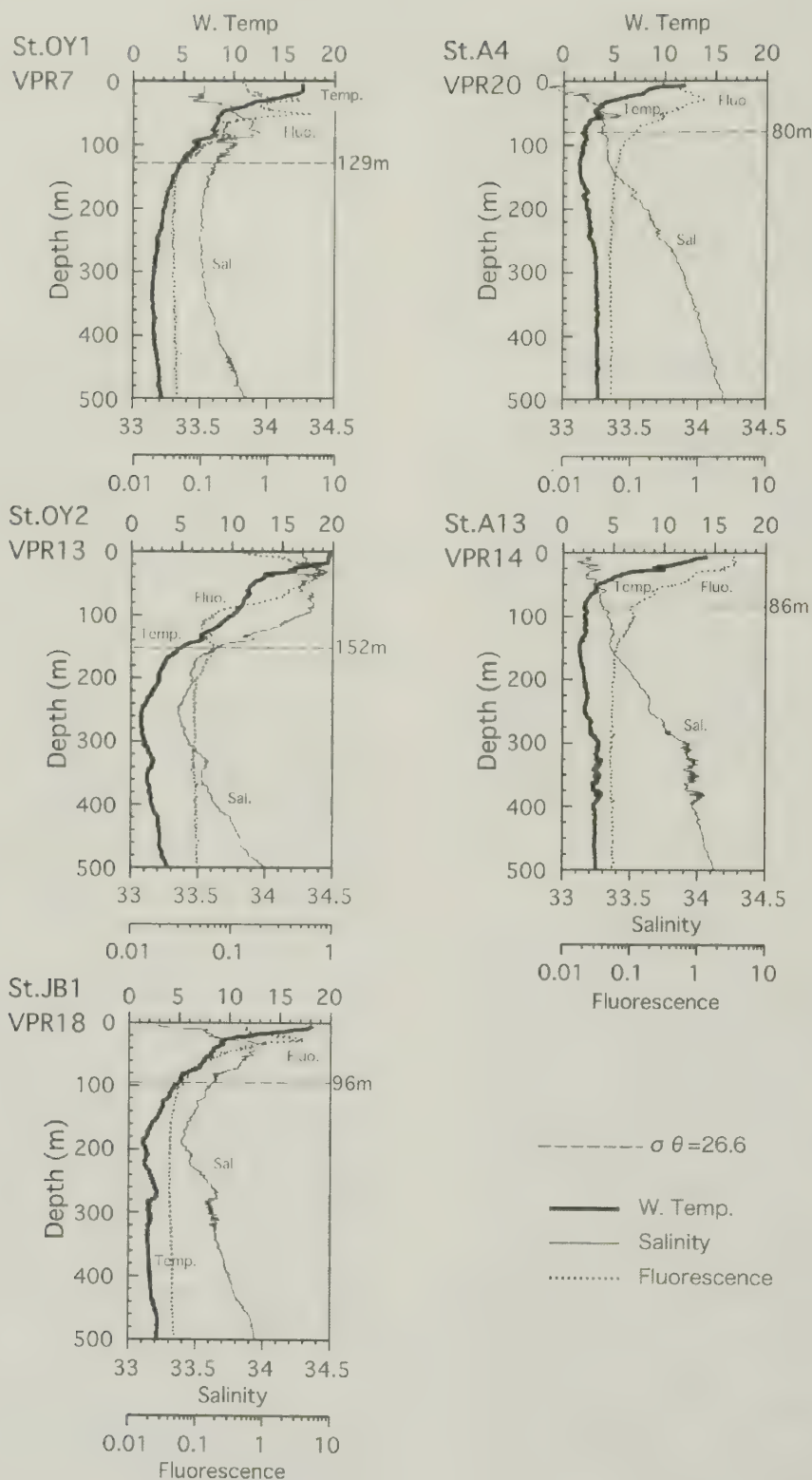


Fig. 5-2. The vertical profile of water temperature, salinity and fluorescence measured during each VPRII cast using the CTD profiler mounted on VPRII. Solid bold lines show water temperature, thin lines show salinity and dotted lines show fluorescence. Straight dashed lines show the depth of $\sigma_\theta = 26.6$.

2004年のSt. A 4 とSt. A13において、大きさ別の個体数密度をVPR IIとプランクトンネットで比較したところ、10 mm以上では、VPR IIとプランクトンネットでほぼ同じ値となった (Fig. 5-4)。一方、VPR IIは解像度の関係から2 mm以下で個体数密度が過小評価となる可能性が高いが (第4章)、プランクトンネットとの比較ではVPR IIの個体数密度が高かった (Fig. 5-4)。さらに、管クラゲ類はVPR IIがプランクトンネットに較べて過小評価になることから (第4章)、より信頼性の高いクラゲ類とクシクラゲ類の現存量を推定するため、10 mm以下のヒドロクラゲ類とクシクラゲ類はVPR IIのデータを、10 mm以上のヒドロクラゲ類とクシクラゲ類、および全ての大きさの管クラゲ類はプランクトンネットのデータを使用して、ネット採集層ごとに、これらをまとめたクラゲ・クシクラゲ類

の現存量として算出した (Fig. 5-5)。

各測点の採集層ごとに見積もったクラゲ・クシクラゲ類の平均現存量は $0.002 \sim 0.106 \text{ mgC/m}^3$ (平均±標準偏差 = 0.035 ± 0.031 , $n = 40$) の範囲にあった。最も高かったのは2004年のSt.A 4 の100~200 m層および2003年のSt.OY 1 の450~500 m層であった。クラゲ・クシクラゲ類の中ではヒドロクラゲ類の占める割合が高かった。管クラゲ類の現存量は、St. OY 1 の350~400 m層, St. OY 2 の200~250 m層, 250~300 m層, St. JB 1 の450~500 m層, St. A 4 の25~100 m層で高く、クシクラゲ類は、St. A13の25~100 m, 200~250 m層とSt. A 4 の100~200 m層で高かった。プランクトンネットの結果のみを用いて見積もったクラゲ・クシクラゲ類の現存量に対し、VPR IIとプランクトンネット双方の結果を用いて見積もった現存量の比は

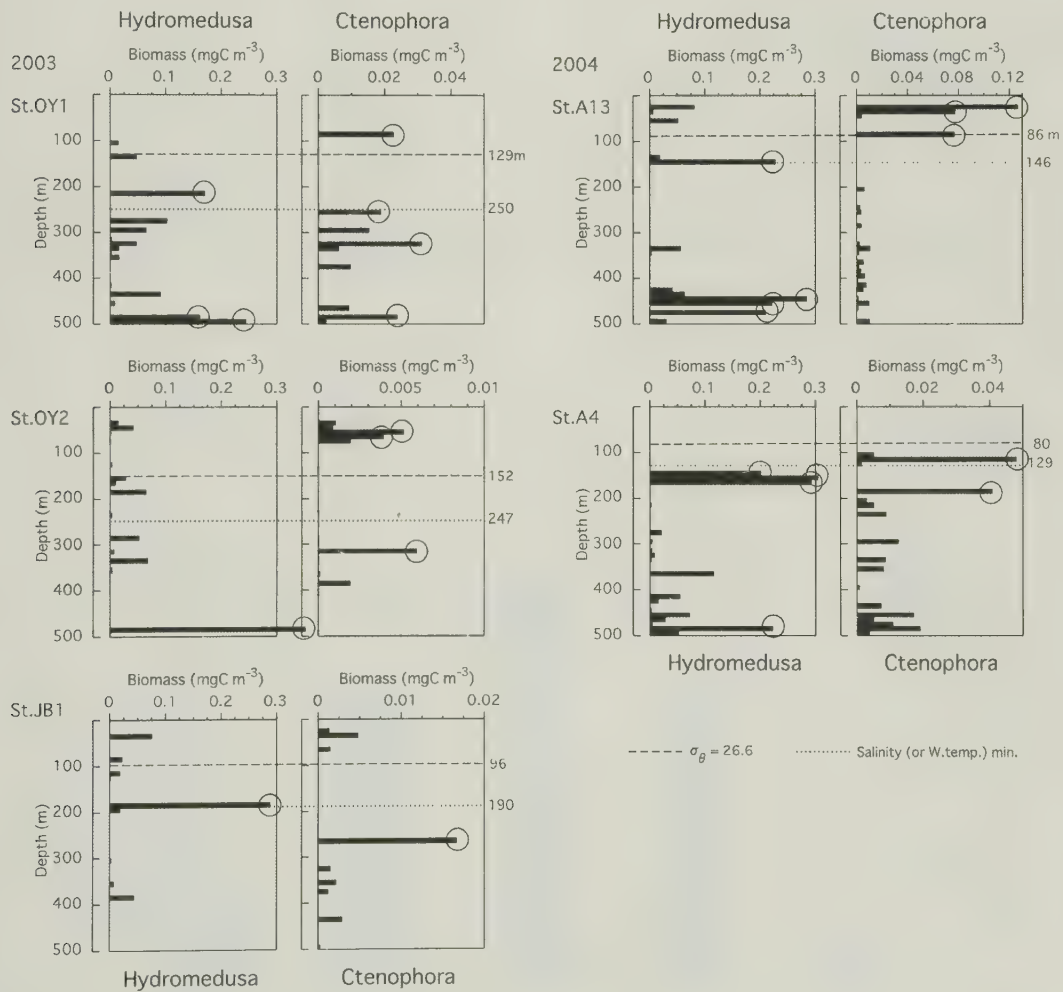


Fig. 5-3. Carbon biomass (mgC/m^3) based vertical distribution of Hydromedusa (left panel) and Ctenophora (right panel) estimated from VPR II images at every 10m depth. The circles denote the layers where the biomass is greater than 2 times the standard deviation. Straight dashed lines show the depth of $\sigma_\theta = 26.6$ and dotted lines show water temperature or salinity minimum depth.

Table 5-2. Jellyfish biomass (B, mgC/m³) and food requirement (F, mgC/m³/d) estimated from VPR II images and plankton net samples averaged over 25 to 500m in the Oyasio and Transition region, and Copepoda biomass (B, mgC/m³) and production (P, mgC/m³/d) estimated from the plankton net samples only

Station	Area	Copepoda		Jellyfish			Jellyfish total	
		B	P	Hydromedusa	Siphonophora	Ctenophora	B	F
				B	B	B		
		(mgC·m ⁻³)	(mgC·m ⁻³ ·d ⁻¹)	(10 ⁻³ mgC·m ⁻³)	(10 ⁻³ mgC·m ⁻³)	(10 ⁻³ mgC·m ⁻³)	(10 ⁻³ mgC·m ⁻³)	(10 ⁻³ mgC·m ⁻³ ·d ⁻¹)
St. OY1	Transition	14.8	0.19	48.9	4.96	2.38	56.2	6.17
St. OY2	Transition	12.2	0.17	19.9	4.73	0.28	25.0	3.25
St. JB1	Oyashio	14.0	0.18	14.7	5.94	0.57	21.2	2.62
St. A4	Oyashio	7.67	0.11	38.8	13.1	3.12	55.0	5.74
At. A13	Oyashio	13.3	0.17	46.4	3.29	13.39	63.1	6.44

0.3~260の範囲にあり、平均14.0倍（標準偏差 = 43.8, $n = 40$ ）高かった。カイアシ類は、St. A13およびSt. A4で25~100 mの現存量が最も多かったが、それ以外の測点ではNPIW層内で現存量が多かった。各層におけるクラゲ・クシクラゲ類現存量のカイアシ類現存量に対する百分率（割合）は0.01~5.13 %となり、比較した層ごとに差が大きかった。比が1 %以上となったのはSt. A13の100~200 m, 200~250 m, 450~500 mの各層とSt. A4の100~200 m層であり、St. A4の100~200 mが最も高かった。これらは全てNPIW層内にあり、ヒドロクラゲ類またはクシクラゲ類の分布極大層と一致した (Fig. 5-3)。

25~500 mにおけるカイアシ類の平均現存量、日間

生産速度とVPR IIおよびプランクトンネットの結果から見積もったクラゲ類の平均現存量、日間餌料要求量を測点間で比較した (Table 5-2)。カイアシ類の現存量は7.7~14.8 mgC/m³、クラゲ・クシクラゲ類の現存量は0.021~0.063 mgC/m³となり、カイアシ類現存量に対するクラゲ・クシクラゲ類現存量の比は0.2~0.7 %であった。クラゲ・クシクラゲ類の現存量は、25~500 mで平均した場合でも親潮域、黒潮・親潮移行域のような海域による差や、カイアシ類の現存量との相関関係は認められなかった。クラゲ・クシクラゲ類の日間餌料要求量は0.003~0.006 mgC/m³/dと見積もられ、カイアシ類の日間生産速度に対するクラゲ・クシクラゲ類の日間餌料要求量の比は1.5 % (St. JB1) ~

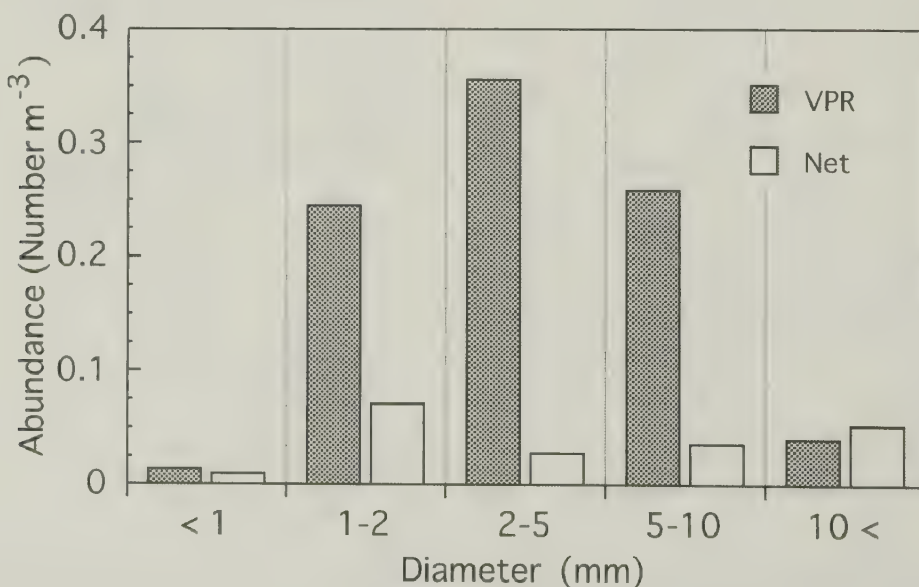


Fig. 5-4. Size-frequency data for Hydromedusa abundance measured with VPR II (VPR) and sampled by plankton net (Net) for combined data from station A4 and A13 in 2004.

5.4 % (St. A 4) の範囲であった。

5.3.4. カイアシ類、放散虫類および懸濁粒子の鉛直分布

VPR IIで観測された長さ2 mm以上を対象としたプランクトンネットの採集結果では、2003年の測点で *Metridia okhotensis*, *Heterorhabdus tanneri*, *Neocalanus cristatus*, *Neocalanus plumchrus*, *Eucalanus bungii* の5種で個体数の50~70%以上を占めていた。2004年の測点では *N. cristatus*, *N. plumchrus*, *Candacia columbiae*, *Pleuromamma abdominalis*, *M. okhotensis*, *H. tanneri*, *E. bungii* が個体数の80%以上を占めていた。

VPR IIで得られた1 m深ごとのカイアシ類、放散虫類および懸濁粒子の鉛直分布をFig. 5-6に示した。ここでは1 m深あたりの個体数密度の平均値 ($\bar{x}$) および標準偏差 (σ) を求め、 $\bar{x} + 3\sigma$ よりも大きな値となった層を分布の極大と定義し、Fig. 5-6では $\bar{x} + 3\sigma$ 以下を影の部分で示した。カイアシ類では、いずれのVPR IIの観測においても密度躍層以浅の表層および200~300 m以深の中層に多くの分布が認められた。表層の分布極大層は2003年のVPR13, 2004年のVPR14およびVPR20では密度躍層底部に、また2003年のVPR7およびVPR18では、密度躍層底部より数10 m深い層に認められた。また、懸濁粒子の極大層ともよく合っていた。これに対して、密度躍層以深の中層では複数

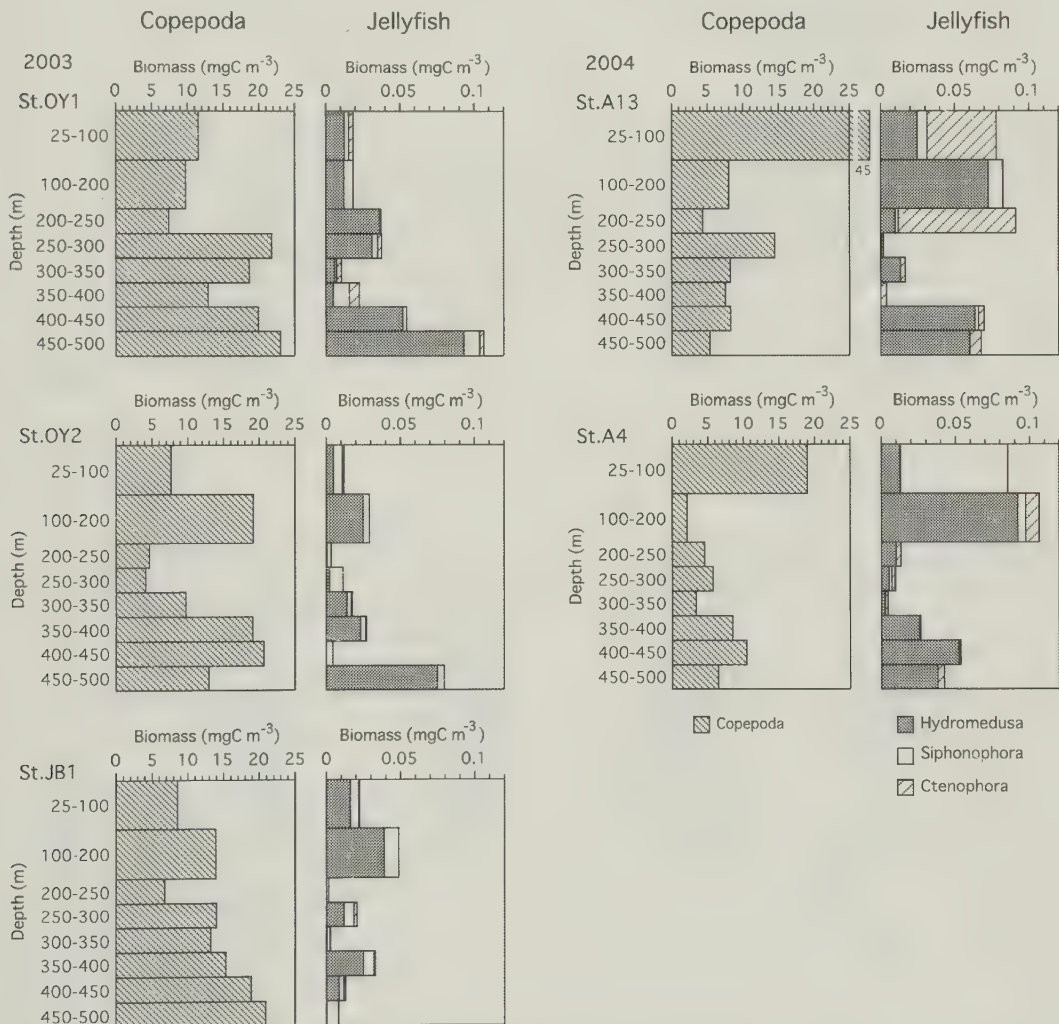


Fig. 5-5. Carbon biomass (mgC/m^3) based vertical distribution of Copepoda (left panel) and jellyfish (Cnidaria and Ctenophora, right panel) estimated from VPR II images at every 10m depth. Copepoda biomass was estimated from plankton net samples. Jellyfish biomass was estimated from VPR II images and plankton net samples, as <10mm sized Hydromedusa and Ctenophora used for VPR II data, whereas the >10mm Hydromedusa and Ctenophora and whole size Siphonophora were used for the plankton net data.

の極大層が認められ、2003年は塩分極小、2004年は水温極小以深に分布の極大層が存在したが、極大層は常に同じ深度でなく測点ごとに異なった。表層以深で

は、各測点ともに上下数メートルの範囲で、カイアシ類の分布極大深度と放散虫類および懸濁粒子の分布極大深度の一致が認められたが(Fig. 5-6の矢印で示し

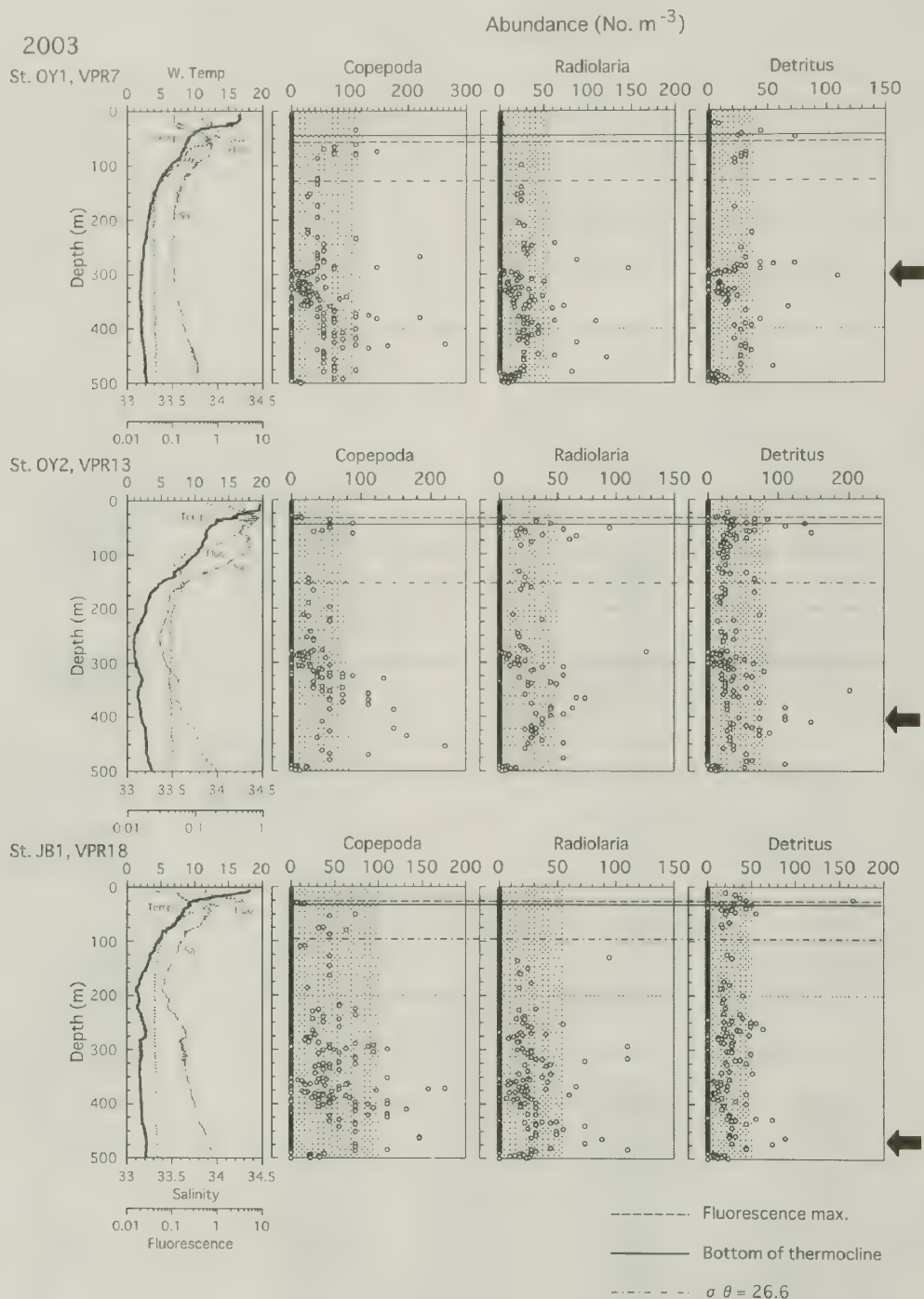


Fig. 5-6. The vertical profile of hydrogeologic structure (far left), and the vertical profile of Copepoda, Radiolaria and detritus abundance from the cast of VPR7 (St. OY1), VPR13 (St. OY2) and VPR18 (St. JB1) during 2003 cruise. The density of abundance was averaged from every 1m. The shadowed area shows less than 3 times the standard deviation. Straight line, short-dashed line, and dashed lines show the depth of the thermocline bottom, maximum of fluorescence and $\sigma_\theta = 26.6$, respectively. Solid bold arrow show the maximum distributed layer which corresponded with Copepoda, Radiolaria and detritus (suspended particles).

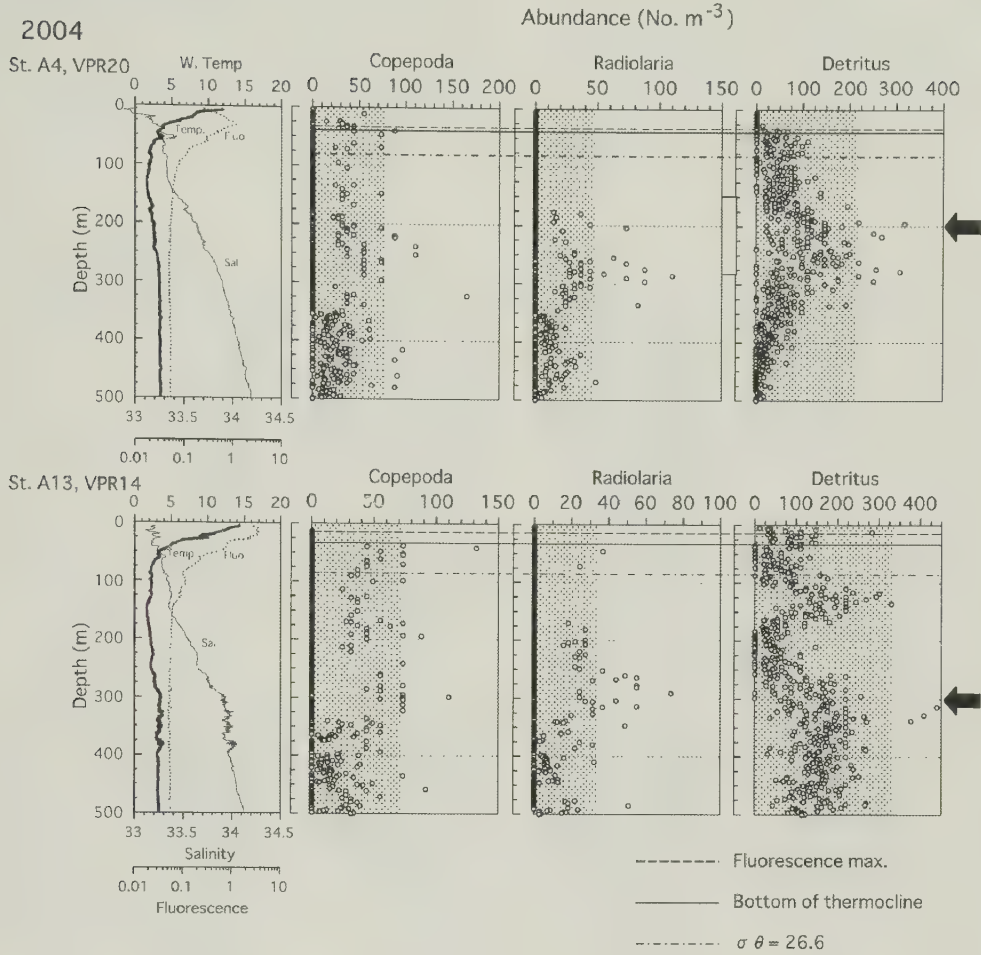


Fig. 5-6. Continued. Data from VPR20 (St. A4) and VPR14 (St. A13) during 2004 cruise.

た深度), 1m単位では各分布極大の完全な一致は認められなかった。

放散虫類では, 2003年のVPR13でカイアシ類と同様に躍層底部および中層で分布が認められたが, それ以外のVPRⅡの観測では表層に分布極大層は認められず, 中層にのみ多く分布した。特に2004年のVPR20では280 m深付近に極大層が認められた。中層の鉛直分布の傾向はカイアシ類と類似しており, 2003年は塩分極小以深, 2004年は水温極小以深に分布の極大層が認められた。さらに, 中層の放散虫類の鉛直分布は, VPR14以外で懸濁粒子の分布とも類似していた。VPRⅡで記録された放散虫類は主にフェオダリア綱(Phaeodaria)と考えられた。

懸濁粒子は, 2003年の観測(VPR7, VPR13, VPR18)では, カイアシ類および放散虫類の分布と同様に表層および中層に分布の極大層が認められ, 分布極大層の深度もほぼ同じであった。しかし, 2004年のVPR14では, カイアシ類や放散虫類とは異なり, 表層, 120~130 m深および300~350 m深の3層に極大層が,

VPR20では200~300 m深に分布の極大層が集中した。また, 2004年の粒子密度は2003年に較べて5~10倍高かった。

5.3.5. 中層における分布極大層と物理構造

中層における分布の特徴を明らかにするため, NPIWの指標とされるポテンシャル密度が $26.6 \sigma_\theta$ 以深について水温, 塩分の鉛直構造ならびに $0.001 \sigma_\theta$ あたりのカイアシ類, 放散虫類および懸濁粒子密度の鉛直分布を示した(Fig. 5-7)。Fig. 5-6と同様に $0.001 \sigma_\theta$ あたりの個体数密度の平均値($\bar{x}$)および標準偏差(σ)を求め, $\bar{x} + 3\sigma$ よりも大きな値となった層を分布の極大と定義し, Fig. 5-7では $\bar{x} + 3\sigma$ 以下を影の部分で示した。

カイアシ類の分布極大は2003年は $26.77 \sigma_\theta$ 以深, 2004年は $26.62 \sigma_\theta$ 以深に存在した。これらは, 2003年は塩分極小以深, 2004年は水温極小以深に相当した。2003年はFig. 5-6の矢印で示した分布極大以外に, VPR7およびVPR18の $26.86 \sigma_\theta$ 前後, ならびにVPR13

の $26.95 \sigma_\theta$ 前後にカイアシ類と放散虫類の分布極大が認められた。2004年はVPR20の $26.94 \sim 26.9695 \sigma_\theta$ にかけて放散虫類と懸濁粒子の分布極大が認められたが、カイアシ類では明瞭な分布極大が認められなかった。

水温または塩分の逆転層と関係した密度層 (Fig. 5-7 の丸で囲んだ部分) ではカイアシ類、放散虫類および懸濁粒子の分布極大が認められた。しかし、2003年のVPR 7 の $26.76 \sim 26.78 \sigma_\theta$ とVPR18の $26.96 \sigma_\theta$ 、2004年の

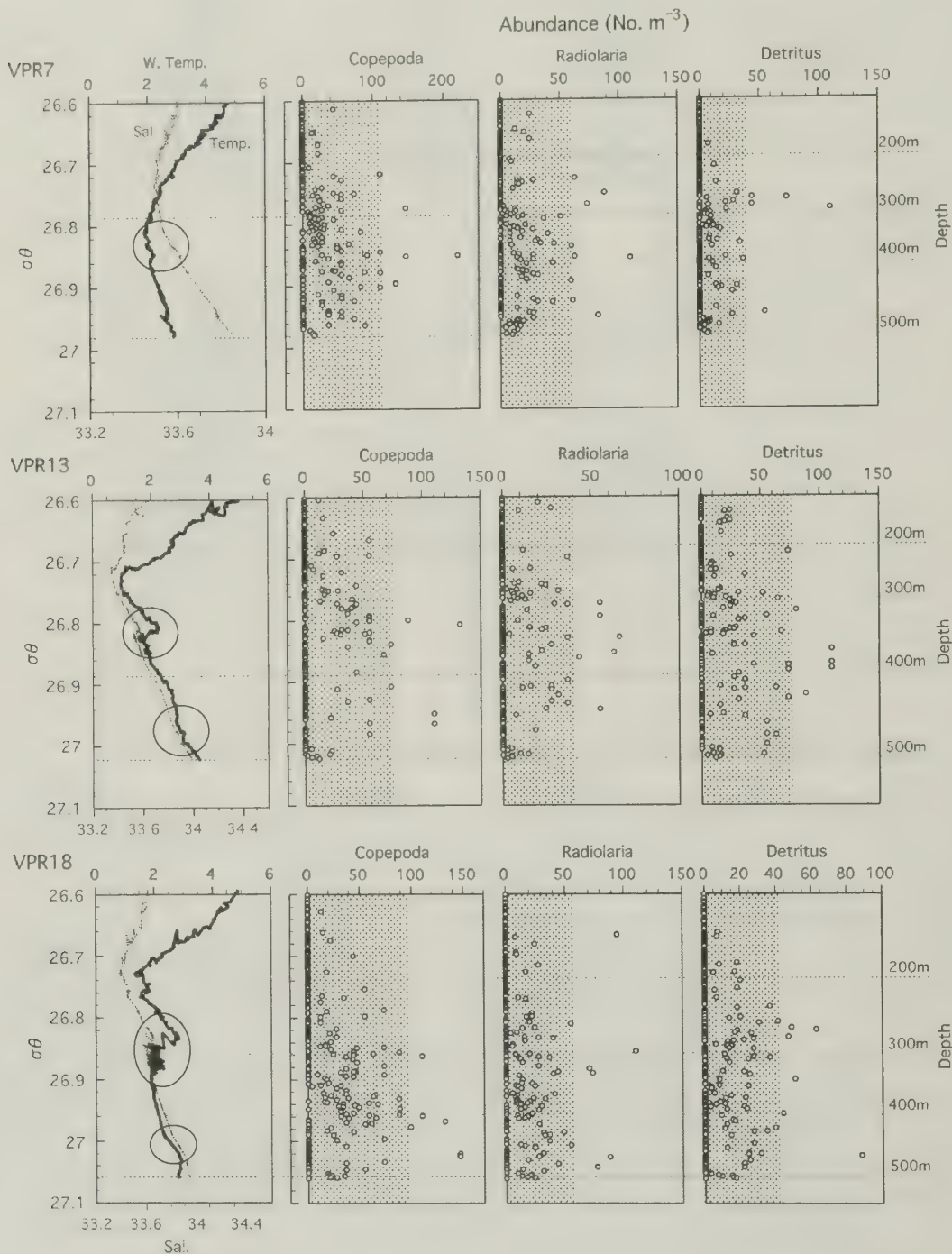


Fig. 5-7. The potential density profile of temperature and salinity structure (far left), and the potential density profile of Copepoda, Radiolaria and detritus abundance from the cast of VPR7 (St. OY1), VPR13 (St. OY2) and VPR18 (St. JB1) during 2003 cruise. The density of abundance was averaged from every $0.001 \sigma_\theta$. The shadowed area shows less than 3 times the standard deviation. The circles denote the temperature-salinity inversion layers.

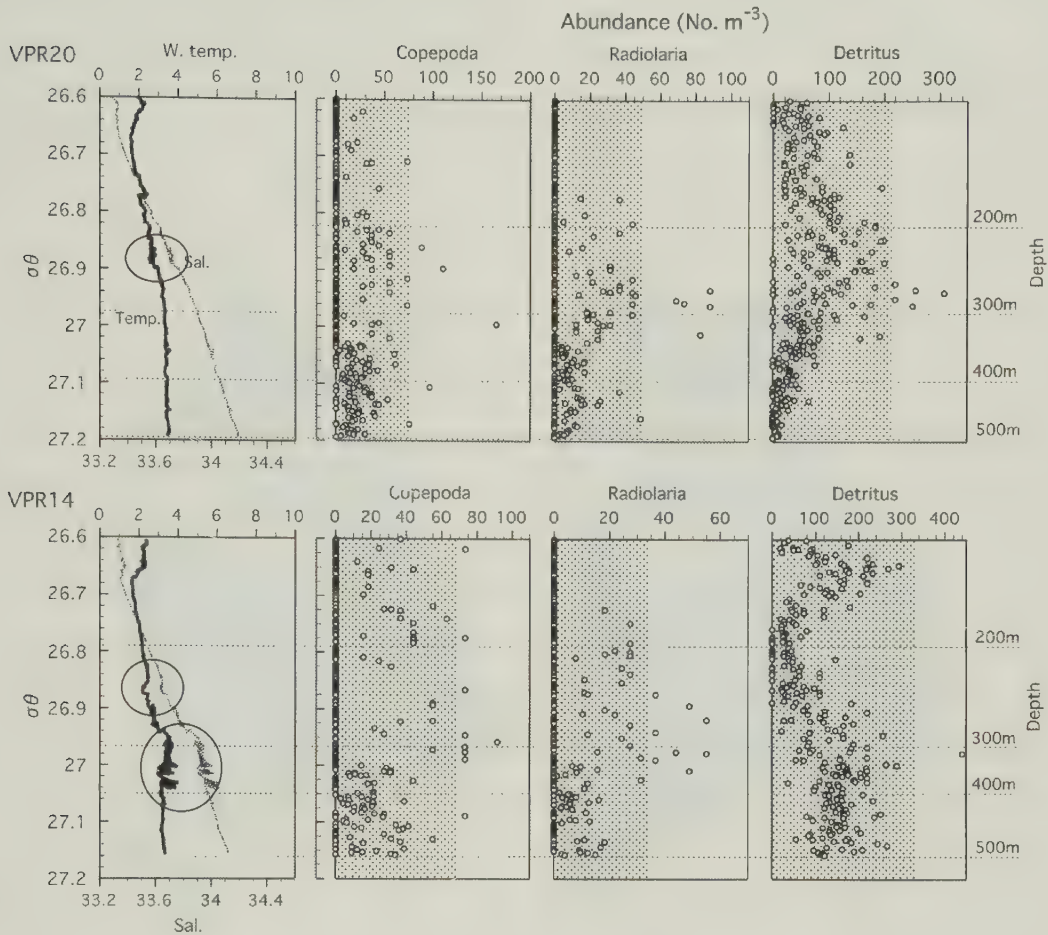


Fig. 5-7. Continued. Data from VPR20 (St. A4) and VPR14 (St. A13) during 2004 cruise

VPR20の $26.94 \sim 26.96 \sigma_\theta$ とVPR14の $26.78 \sigma_\theta$ の分布極大では逆転層は認められなかった。カイアシ類および放散虫類の分布極大となった σ_θ は、水深を指標にした場合と同様に測点ごとで異なり、全ての測点に共通するような特定の密度面における分布の集中は認められなかった。

各VPRⅡ観測で得られたTSダイヤグラム上に、Fig. 5-6で示した1 m深あたりのカイアシ類個体数密度が極大となった深度をプロットした(Fig. 5-8)。Fig. 5-6あるいはFig. 5-7で示したように、中層の全ての分布極大層は塩分または水温極小で深に分布していた。また、2003年のVPR7, VPR13およびVPR18は、100 m深(密度躍層の直下に相当)から塩分極小となる深度までカイアシ類分布密度が低く(Fig. 5-6)、その深度範囲は、 $26.5 \sim 26.7 \sigma_\theta$ の水塊に相当した。しかし、2004年のVPR14およびVPR20は、 $26.5 \sim 26.7 \sigma_\theta$ の水塊でもカイアシ類分布密度が顕著に低くなる傾向は認められなかった。また、 $26.5 \sim 26.7 \sigma_\theta$ に相当

する水塊では、カイアシ類だけでなく放散虫類の分布密度も非常に低かった。

5.4. 考察

5.4.1. ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の現存量

Roe *et al.* (1984) は、北東大西洋において多段式中層トロールネットのRMT 1+8 (Baker *et al.*, 1973)を用い、600 m以浅の5層についてヒドロクラゲ類の鉛直分布を昼夜にわたって詳細に調べた。Roe *et al.* (1984) が報告したヒドロクラゲ類の種毎の個体数密度とBouillon (1999) が報告した傘幅、傘高の値を引用し、本章と同じ方法で炭素量を見積もったところ、ヒドロクラゲ類の600 m以浅の昼間の現存量は約 0.002 mgC/m^3 程度と推定された。Roe *et al.* (1984) は採集時に破損し、同定できない断片が試料に含まれていたことを記述しているが、本章における採集層ごとの平均現存量は 0.035 mgC/m^3 であり、北東大西洋にお

けるプランクトンネット採集結果に較べ桁多い現存量を示した。一方、夏季のベーリング海において1990年代以降クラゲ類現存量の急増が報告されている (Brodeur *et al.*, 1999; 2002)。沿岸に近いアラスカ湾

のPeninsula海域では1994年の現存量が約50 kg/haと最も高く、沖合域では現存量が増加していた1990年代において約10 kg/haであった (Brodeur *et al.*, 2002)。この値を本章と同じ係数で換算した場合、最大で3.4

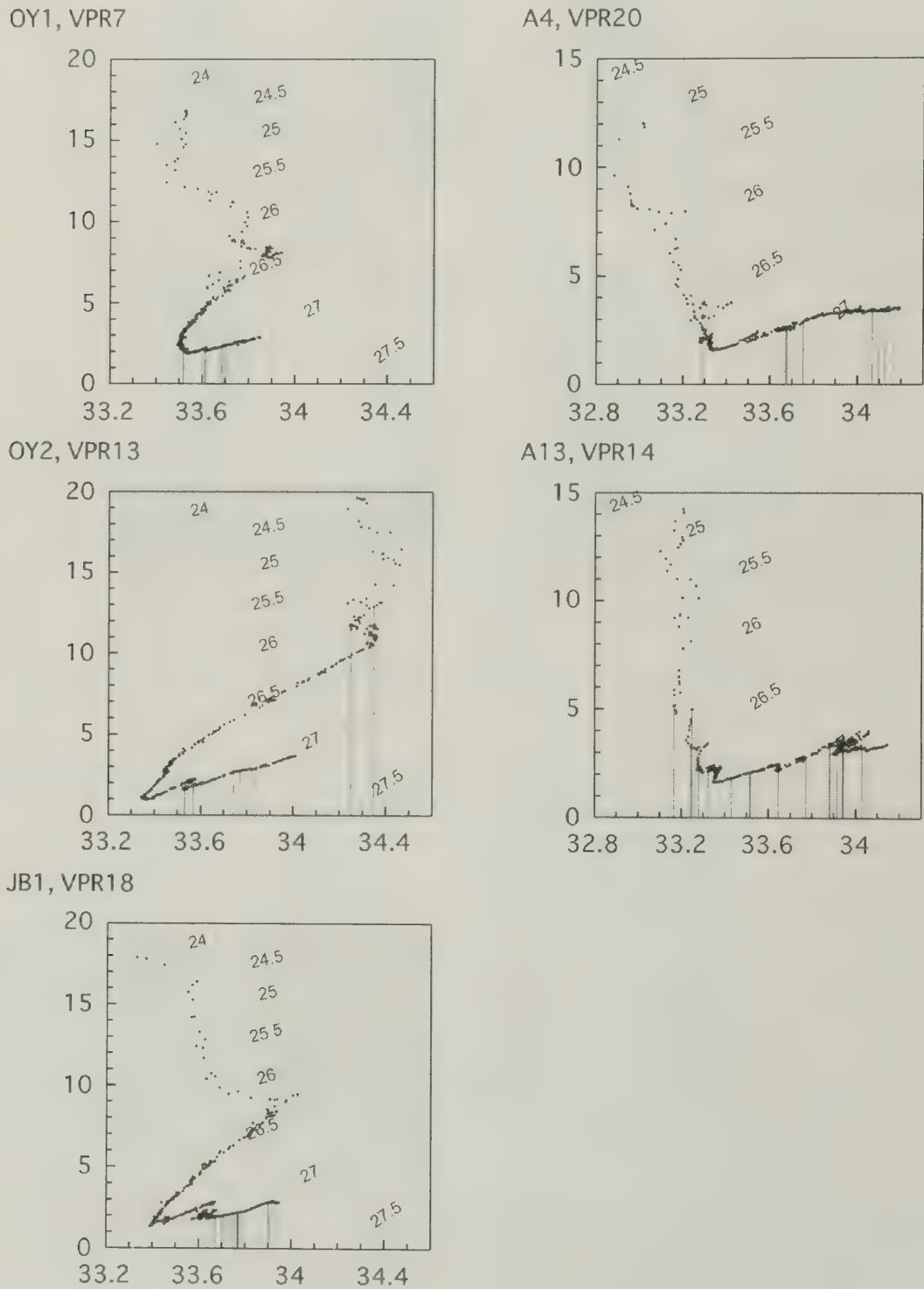


Fig. 5-8. T-S diagram of every VPR cast. The cross positions between the straight line and T-S were maximum layer of Copepoda.

mgC/m² (沖合域では0.7 mgC/m²) に相当する。Brodeur *et al.* (1999, 2002) が示した現存量はコッドエンド網目幅が38 mmのトロールで採集された大型のクラゲ類 (主に鉢虫類, Scyphozoa) を対象とした結果であるが、本章で示した25~500 mの現存量 (約10~30 mgC/m², Table 5-2) の1/10程度であった。

一方, Remsen *et al.* (2004) は、本研究と同様にプランクトンネットと複数のプランクトンセンサーを用いて、メキシコ湾の100 m以浅の10層において手法間の比較を行った。プランクトンセンサーは、VPR IIと記録原理は異なるがプランクトンを画像として記録するShadow Image Particle Profiling and Evaluation

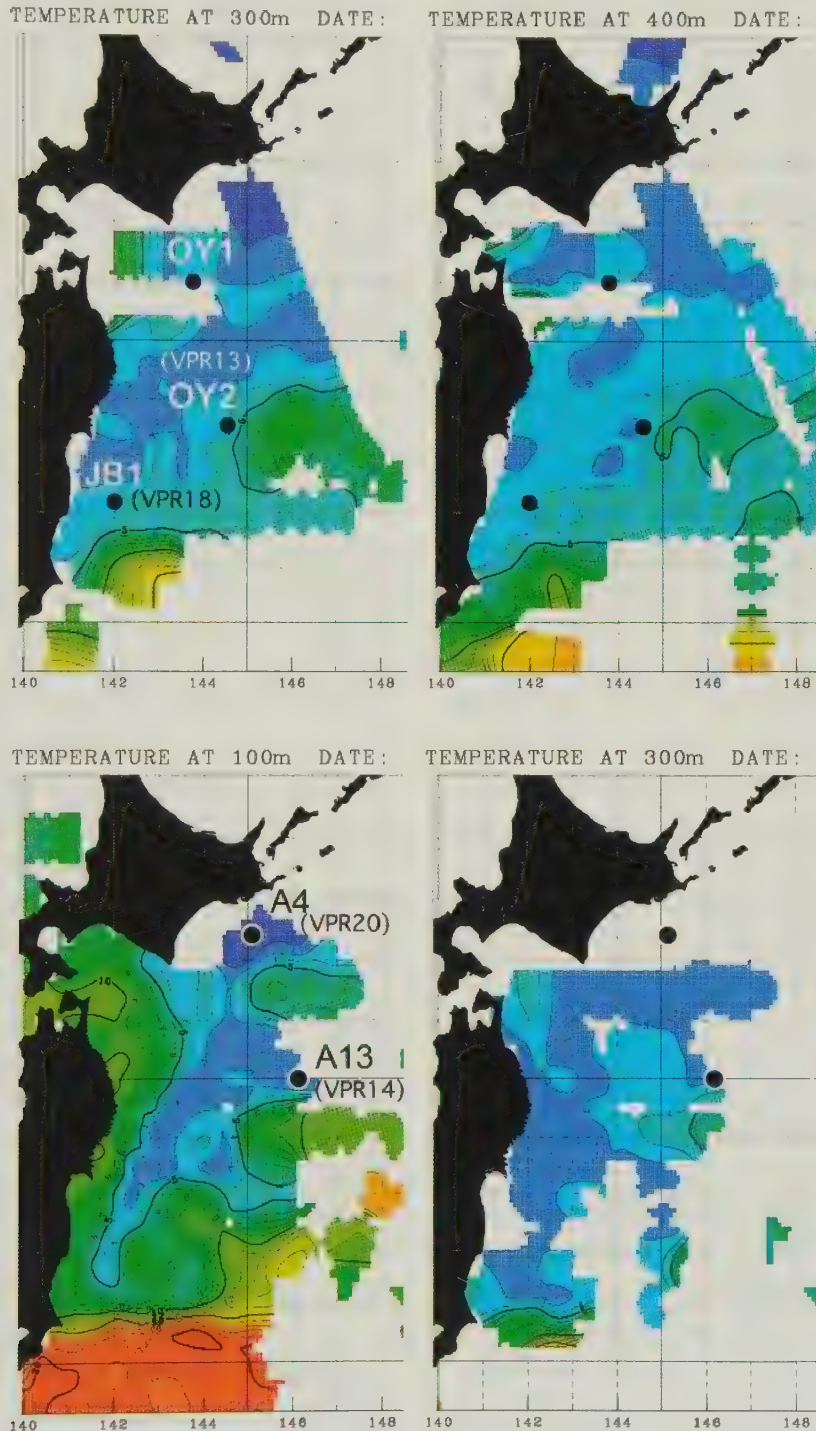


Fig. 5-9. Water temperature distribution published from Tohoku National Research Institute, FRA.

Recorder (SIPPER; Samson *et al.*, 2001) が用いられ、1 測点のみの結果であるが、SIPPERで得られたクラゲ・クシクラゲ類の現存量はプランクトンネットと比較して約10倍多かった (Remsen *et al.*, 2004)。本章でも、ヒドロクラゲ類とクシクラゲ類の現存量は、25~500 mの平均でVPR IIがプランクトンネットに比べ平均14倍高い事が示され、観測深度や海域は異なるが、プランクトンネットとの現存量の差に関して Remsen *et al.* (2004) とほぼ一致した結果となった。しかし、ヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の鉛直分布は均一でなく (Fig. 5-3), 大型の個体の現存量はVPR IIの視野が限られ、濾水量も少ないことから過小評価の可能性がある (Benfield *et al.*, 1996)。したがって、従来のプランクトンネットによるクラゲ・クシクラゲ類の現存量の見積もりと、実際に分布している現存量の差はさらに大きいと考えられた。

本章では、炭素量への換算にBailey *et al.* (1995) が示したクラゲ類で1.5~16.9 % carbon of dry weight, クシクラゲ類で0.4~3.7 % carbon of dry weight の最小値を用いたが、他にクラゲ類は3 % carbon of dry weight, クシクラゲ類は1~5 % carbon of dry weight (Parsons *et al.*, 1984), あるいはクラゲ類では3~16 % carbon of dry weight (Larson, 1986) などがある。本章で用いた換算係数は、他の係数を用いた場合に比べ現存量が少なく見積もられる。それにも関わらず、本章で見積もったクラゲ・クシクラゲ類の現存量は従来の報告の10倍以上多く、従来のプランクトンネット採集による結果が過小評価であったことを示したものと推察された。

5.4.2. ヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の鉛直分布

プランクトンの分布は連続的でなく、群集団を形成または不均一に分布する (Lalli and Persons, 1997)。中層に分布するクラゲ・クシクラゲ類は種類によって分布深度が異なるとともに (Mackie, 1985; Hunt and Lindsay, 1999), ビデオカメラによる観測では、プランクトンネット採集で捉えられないクラゲ類の分布の極大層 (Båmstedt *et al.*, 2003) やクシクラゲ類の一種である *Bolinopsis infundibulum* の海底直上での群集団形成 (Toyokawa *et al.*, 2003) が観測されている。従来、ビデオカメラによる観測は主に数10 mm以上の大型個体を対象としていたが、本章では親潮域ならびに移行域における小型ヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の詳細な鉛直分布を初めて示し、その鉛直分布が断続的であることを示した (Fig. 5-3)。今回の観測だけでは、事例が十分でないため全て分布極大の形成要因について議論を深めることは難しいが、クシクラゲ類に

ついては表層の蛍光光度極大の直下に分布極大が形成される場合が多かった (Figs. 5-2, 5-3)。表層では深度によってカイアシ類に対するクラゲ類の影響が異なり (Larson, 1987), 表層に分布するニシン仔稚魚との競合 (Moller, 1984; Purcell and Grover, 1990) が報告されていることから、表層におけるクシクラゲ類の鉛直分布は餌料環境と関係していた可能性を示唆したものと考えられた。

本章では、クラゲ類、クシクラゲ類の全現存量を見積もるため、VPR IIの結果とともに、ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類では10 mm以上、管クラゲ類は全サイズについてプランクトンネットの結果を合わせて用いた (Fig. 5-5)。そのため分布極大ごとにクラゲ類、クシクラゲ類の全現存量の見積もりはできなかった。しかし、VPR IIとプランクトンネットを合わせた結果から見積もったクラゲ・クシクラゲ類全体の平均現存量の最大値は0.106 mgC/m³ (St. A 4の100~200 m層) であったのに対し (Fig. 5-5), VPR IIの結果だけから得られた同じSt. A 4の150~160 m層におけるヒドロクラゲ類のみの現存量は0.304 mgC/m³と100~200 m層の平均現存量の約2倍高く (Fig. 5-3), 110~120 m層におけるクシクラゲ類のみの現存量 (0.048 mgC/m³) と較べてもクラゲ類全体の平均現存量の約半分となっていた (Fig. 5-3)。これは、分布極大層においてクラゲ類、クシクラゲ類の全現存量がさらに高い可能性を示すものである。

一方、本研究では、VPR IIの視野の関係からヒドロクラゲ類では傘幅14.0 mm, クシクラゲ類では体長18.4mmがそれぞれ最大であり、10 mm以上のヒドロクラゲ類、クシクラゲ類はVPR IIでは過小評価になると考えた (Fig. 5-4)。Toyokawa *et al.* (2003) は、潜水艇による観測で、本研究のSt. A 4に近い釧路沖で直径100 mm前後のクシクラゲ (*B. infundibulum*) の個体数密度を0.9 個体/m³, 現存量を70 mgC/m³ と見積もっており、この現存量は本章で示したクシクラゲ類現存量の最大値より3桁も高かった。一方、St. A 4で現存量の極大層が認められた140~150 m層のヒドロクラゲ類個体数密度は6.7 個体/m³, 110~120 m層のクシクラゲ類個体数密度は7.5 個体/m³であり、Toyokawa *et al.* (2003) が観測した個体数密度より一桁高かった。クシクラゲ類は、大型個体でもプランクトンネットによる破損が大きいと考えられ (Harbison *et al.*, 1978), Toyokawa *et al.* (2003) の報告のように大型個体が群集団を形成した場合、本章で見積もられた現存量よりさらに高くなると推察された。VPR IIでは小型個体の記録が中心となるため、大型クシクラゲ類については、今後、視野の広いカメラまたは潜水

艇による観測と合わせた検討が必要である。

プランクトンネットによる採集結果と合わせて見積もったクラゲ・クシクラゲ類の現存量が従来の報告の10倍以上であったにも関わらず、層別で比較したカイアシ類の現存量に対するクラゲ類の現存量の割合は最大でも5%に過ぎず(Fig. 5-5), 25~500 mで平均したクラゲ・クシクラゲ類の日間餌料要求量もカイアシ類の日間生産速度に較べて小さかった(Table 5-2)。しかし、分布の極大層におけるクラゲ類、クシクラゲ類の現存量はネット採集深度、あるいは25~500 mで平均した現存量より数倍高く、その結果、日間餌料要求量も高くなり、餌として利用していると考えられるカイアシ類(Toyokawa *et al.*, 2003)への影響もより大きくなると考えられた。一方、クラゲ類の捕食速度は、主要な餌生物であるカイアシ類の生産速度は超えず、クラゲ類による捕食だけで餌生物の減少は説明できないことが報告されており(Daan, 1989; Purcell *et al.*, 1994; Schneider and Behrends, 1994)、喜多村(2003)が指摘したように沖合域においてはクラゲ類、クシクラゲ類だけでなく、毛類や端脚類のような他の肉食性動物プランクトン、さらに頭足類や魚類との関係も含めて考えること、水柱の平均でなくクラゲ類、クシクラゲ類の分布極大層における生物相互の関係について検討することが必要である。従来のプランクトンネットを用いた観測のみで詳細な鉛直分布構造を把握することは困難であるが、VPR IIを用いることでこうした観測が可能となる。

クラゲ類は、高い増殖速度(成長に必要なエネルギーが少なく)、高い摂餌能力(体組成に対する有機物に較べて相対的に広い表面積)、高い浮力による低い代謝が指摘されている(Larson, 1986)。さらに、魚類や甲殻類などの代謝速度は深度が深くなると低下するが(Childress *et al.*, 1980)、クラゲ類では変わらないとされる(Thuesen and Childress, 1994)。本章の炭素量の見積もりは文献値の中でも小さいこと、また本章で用いたIkeda (1985)では、クラゲ類、クシクラゲ類の日間餌料要求量は温度と個体の炭素量によって変化すること、さらに鉛直分布では顕著な現存量の極大層が認められることを考えると、クラゲ類の日間餌料要求量は本章で示した値より高い可能性があり、その場合には、生態系への影響も大きいと考えられる。

5.4.3. 表層におけるカイアシ類の鉛直分布構造

VPR IIと同様に、高い空間分解能でプランクトンの分布を把握できるOPCを用いた観測では、カイアシ類の種類ごとに表層分布極大の深度が異なり、種によって蛍光光度の極大値と一致、不一致が観測された

(Herman, 1983)。MOCNESS および Bedford Institute of Oceanography Net and Environmental Sensing System (BIONESS; Sameoto *et al.*, 1977)を用いた詳細な鉛直分布構造の解析においても、種ごとに鉛直的な分布の棲み分けをしていたことが示されており(Sameoto, 1987; Mackas *et al.*, 1993)、こうした分布の違いは水塊の乱流構造(Mackas *et al.*, 1993; Incze *et al.*, 2001) およびそれと関係した餌の質や種類、量によって決まると考えられている(Paffenhofer, 1983; Mackas *et al.*, 1993)。VPR IIの画像からはカイアシ類の正確な種類まで判別できないが、表層には常にカイアシ類の鉛直分布の極大層が出現し、それらは密度躍層(30~50 m深)の直下に位置していた(Fig. 5-6)。この深度は蛍光光度の極大値とは異なっていたが、懸濁粒子の極大層と一致していた(Fig. 5-6)。懸濁粒子の鉛直分布は、表層の生産や物理構造に影響を受けると考えられる。今回の観測でも懸濁粒子の極大層は密度躍層直下に存在したことから、物理構造の影響を強く受けていたと考えられた。一方、カイアシ類の鉛直分布は、物理構造による受動的な影響だけで決まっていたとは考えにくい。季節鉛直移動を行う *Neocalanus* 属では、7月までは表層に分布するため(Tsuda *et al.*, 1999; 2004)、餌料環境との関係も考えられる。プランクトンネットによる25~100 m層の採集結果では、VPR IIで識別できる2 mm以上のカイアシ類として2003年は *Metridia okhotensis* と *Heterorhabdus tanneri* が、2004年は *Neocalanus plumchrus* および *Pleuromamma abdominalis* が個体数で優占していた。*Heterorhabdus* 属は肉食とされるが(Nishida and Ohtsuka, 1996)、*M. okhotensis* や *N. plumchrus* は微小動物プランクトンや懸濁粒子も摂餌する(Hattori, 1989; Gifford, 1993)。また、亜寒帯域で優占するカイアシ類では、珪藻の増殖期以降、微小動物プランクトンの摂餌割合が高く、二次生産の鉛直輸送に貢献していることも示されている(Kobari *et al.*, 2003)。2003年の観測は7月中旬、2004年は6月下旬に実施されたが、この時期、観測海域の増殖最盛期は既に過ぎていたと考えられた(Saito *et al.*, 1989)。VPR IIで記録された懸濁粒子は大きく、カイアシ類が直接摂餌できる大きさとは考えられないが、懸濁粒子の鉛直分布が表層の物理構造の影響を受けていたと考えた場合、カイアシ類が摂餌可能な小型粒子、または遊泳能力が低い微小動物プランクトンも同様に集積すると考えられる。したがって、カイアシ類の分布が餌環境に影響されていた可能性を指摘できる。ただし、日周鉛直移動をせず、表層にとどまるカイアシ類でも摂餌は昼間でなく夜間に活発になることが指摘されて

いる (Head *et al.*, 1985; 鮎貝・石井, 1989)。本研究の観測は全て昼間であるため、夜間、蛍光光度が極大値となった深度まで移動していた可能性も否定できない。夜間に蛍光光度の極大層まで10 m程度を移動して摂餌していたと仮定した場合、昼間の密度躍層直下のカイアシ類の分布の極大層は、餌料環境より物理構造の影響をより強く受けていた可能性がある。

5.4.4. 中層におけるカイアシ類、放散虫類および懸濁粒子の鉛直分布

親潮域、黒潮親潮移行域の中層における動物プランクトンの詳細な鉛直分布構造に関する報告は、カイアシ類、毛顎類の一部の種について個体数密度に関する知見があるのみである (Terazaki and Marumo, 1979; Hattori, 1989; Kobari and Ikeda, 1999)。Hattori (1989) や Kobari and Ikeda (1999) はカイアシ類の個体数密度が表層直下で減少し、鉛直分布が表層および中層で二極分布することを示した。日本近海の同じ亜寒帯水域である千島海溝においても、表層 (> 50m) 直下の冷水 (75~200 m) で動物プランクトン現存量が急激に減少し、200~500 m で再び増加したことが報告されている (Vinogradov, 1997)。本章でもカイアシ類の鉛直分布が同様な構造を示すことを示したが (Fig. 5-6), その深度をより具体的に、すなわち中層におけるカイアシ類の分布極大層は塩分または水温極小以深 ($26.7\sigma_\theta$ 以深) に出現することを明らかにした。

中層におけるカイアシ類の分布極大層と水塊構造を詳細に検討した場合、水温または塩分の逆転層と関係した密度層 (以下、逆転層) に分布極大が認められ (Fig. 5-7), 放散虫類あるいは懸濁粒子でも同じ逆転層に分布極大が存在した (Fig. 5-7)。特に大きな逆転層が認められたVPR13 (St. OY 2) とVPR14 (St. A13) は暖水塊の、VPR18 (St. JB 1) は黒潮の縁辺に位置し、逆転層が存在した深度に近い水深300 mにおいても等水温線の間隔が狭かった (Fig. 5-9)。したがって、逆転層は黒潮や暖水塊の影響による水塊の水平貫入 (または移流) が起きた結果と考えられた (永田, 1974)。水塊の移流面では鉛直方向の流れができるため、水塊の貫入によってカイアシ類、放散虫類および懸濁粒子が物理的に集積したか、あるいは、逆に集積した懸濁粒子などの餌料環境によってカイアシ類の分布極大が形成された可能性が指摘できる。ただし、逆転層以外にも分布極大が認められることから、物理構造以外の餌料や捕食者といった生物要因によっても分布極大層が形成された可能性もある。Osgood and Checkley (1997) はカリフォルニアのサンタバーバラ湾でOPCを用いて *Calanus pacificus* の詳細な鉛

直分布を解析し、休眠期に500 m深付近にある貧酸素水の直上に分布極大層が存在することを明らかにするとともに、極大層は鉛直移動において貧酸素水塊にトラップされた結果として形成されたこと、逆に貧酸素水塊によって捕食の影響を少なくしている可能性を指摘した。逆転層と貧酸素水塊は異なるが、日周鉛直移動を行う種が、こうした物理構造によって一時的にトラップされた可能性も考えられる。

中層の各極大層で出現した大型カイアシ類は、2003年では日周鉛直移動を行う *M. okhotensis*, 肉食性の *Heterorhabdus* 属および *E. bungi* が多く、2004年は季節鉛直移動を行う *Neocalanus* 属の占める割合が高かった。Hattori (1989) は親潮域および黒潮親潮移行域において、中層にカイアシ類の分布極大が存在し、日周鉛直移動を行う *M. pacifica*, *M. okhotensis* および *P. scutellata* についても、夜間、中層に分布極大が残ることを報告した。Hattori (1989) は、夜間、中層に分布する *M. pacifica* の消化管内に糞粒 (fecal pellet) などの懸濁粒子や放散虫類の殻が多く存在し、中層で活発に摂餌活動を行っていたと考えられたことから、中層における分布の極大層は、水温などの物理環境や捕食者以外の要因、すなわち餌料環境によるものと考察した。また、*N. plumchrus* および *N. cristatus* でも原生動物や懸濁粒子の摂餌が示されている (Gifford and Dagg, 1991; Gifford, 1993; Kobari *et al.*, 2003)。VPR II で識別できた放散虫や懸濁粒子は2 mm以上とカイアシ類が直接利用できるサイズより大きいと考えられるが、カイアシ類、放散虫類および懸濁粒子の分布極大が重なる深度があったことは (Figs. 5-6, 5-7), 物理構造以外の要因としてHattori (1989) の結果を間接的に支持していたと考えられた。

前節で述べたように、表層におけるカイアシ類の鉛直分布構造は物理構造 (または物理環境) とそれに関係した餌料環境 (Paffenhofer, 1983; Mackas *et al.*, 1993), さらに捕食者からの逃避など (Lalli and Parsons, 1997) によって決まると考えられている。中層における鉛直分布も同様な要因によると推察されるが、日周鉛直移動と季節鉛直移動による分布深度、あるいは鉛直移動を行わない種類の分布深度の持つ意味や分布要因はそれぞれ異なると考えられる。また、個々の種類の鉛直分布は生産と死亡率とのバランスにのって成立するとともに (Stich and Lampert, 1981), 死亡率に関わる捕食者の重要性が、中層における分布深度の決定要因として指摘されている (Richter, 1995; Dale *et al.*, 1999)。カイアシ類または放散虫類の個体数密度が減少した $26.5\sim 26.7\sigma_\theta$ の水塊 (ほぼ密度躍層直下から200 m深に相当) では、ヒドロクラゲ類、ク

シクラゲ類の分布極大が出現していなかったが (Fig. 5-3), 逆に, ヒドロクラゲ類, クシクラゲ類の分布極大深度において, カイアシ類や放散虫類の個体数の顕著な減少は認められなかった。また, カイアシ類の現存量に影響をおよぼすほどクラゲ類の餌料要求量は高くなかった (Table 5-2)。しかし, 5.4.3節で述べたように, 捕食圧が高い大型のクラゲ類, クシクラゲ類についてVPR IIで得られたデータは過小評価となっていたこと, 種によっては限られた深度層に分布すること (西田, 2000; Toyokawa *et al.*, 2003) から, クラゲ類との関係についても詳細な検討が必要と考えられる。さらに, 本研究では, 他の生物, 特にカイアシ類の主な捕食者と考えられる魚類や甲殻類などマイクロネクトンについて論じるデータはない。今後, VPR IIなどで得られたカイアシ類の詳細な鉛直分布構造を考慮し, 特定深度におけるプランクトンネット採集や潜水艇などの観測を通して, クラゲ類やマイクロネクトンなどの現存量を把握することも必要と考えられた。また, VPR IIを用いることで, こうした深度を特定することも可能となる。

VPR IIで識別できた懸濁粒子の大きさ下限は, VPR IIカメラの解像度の関係からESD換算で約1 mmであった。粒径1 mmの懸濁粒子の沈降速度は最低でも10 m/dと考えられる (Stemmann *et al.*, 2004)。観測時期が6月下旬 (2004年) または7月下旬 (2003年) であったことを考えると, 中層の懸濁粒子の極大層は, 植物プランクトンの春季増殖期に形成され, それが沈降した結果, 形成されたとは考えにくい。Shimizu *et al.* (2004) は, オホーツクモード水の指標とされる $26.7 \sim 26.8 \sigma_\theta$ の水塊 (Yasuda *et al.*, 2002) に等密度面追従型フロートを投入し, 中層にも流動構造が存在すること, 1年間で釧路沖から黒潮続流域にまで移動することを示した。また, 陸起源の懸濁粒子が沖合へ水平輸送されていることも示されている (Honjo *et al.*, 1982; Nakatsuka *et al.*, 2002)。本研究で対象とした懸濁粒子は大きく, 物理的な輸送だけで説明することは難しいが, 懸濁粒子の分布が流動構造が指摘された密度層と重なったこと, 中層に懸濁粒子が滞留・集積するような密度躍層は認められなかったこと (Fig. 5-2), さらに観測時期に中層の懸濁粒子密度が高くなるような表層の生産は期待できないと考えられることから, $26.7 \sigma_\theta$ 以深での懸濁粒子密度の増加は, 中層における物理的な輸送によって形成された可能性を指摘できる。さらに, 親潮水の上流域となる千島海溝域の200~500 m深において放散虫類 (フェオダリア綱) が多く出現したことが報告されている (Vinogradov, 1997)。フェオダリア綱と考えられる放散虫類の分布

は主に $26.7 \sigma_\theta$ 以深であったことは (Figs. 5-6, 5-7), 中層における物理的な輸送の考えを支持できると考えられた。Bryant *et al.* (1998) は北大西洋のノルウェー海において季節的鉛直移動を行う*Calanus finmarchicus*の移流を輸送モデルを用いて計算し, 10年スケールでの分布と個体数が観測結果と矛盾しないこと, 分布のメカニズムについて考察した。親潮域, 移行域においても炭素の鉛直輸送における生物の役割を明らかにするため, カイアシ類の現存量と季節鉛直移動の知見を用いて中層における輸送量が見積もられている (清水ら, 2006)。本章の結果は, 中層における粒子の物理的な輸送を支持できるとともに, 数メートル以下の微細な空間の尺度でカイアシ類の分布構造に関する知見を提供することで, 精度の高い物質輸送の見積もりを可能にすると考えられる。

本章では, VPR IIで得られた結果からカイアシ類, 放散虫類および懸濁粒子の詳細な鉛直分布構造を示すことができた。しかし, カイアシ類の分布極大層について, 生物が積極的にその深度を選択しているのか, あるいは物理現象などの影響により, 受動的にその深度に分布 (集積) していたのか明確に区別することはできなかった。今後, 時間経過に伴う鉛直分布の変動, 中層における絶対流速の変化, さらに観測海域における鉛直断面構造を把握することで, より詳細な集積過程とカイアシ類の水平輸送機構が明らかになると思われる。

第6章 総合考察

6.1. VPR IIにおけるデータの信頼性

VPR IIで得られたプランクトンデータの信頼性に関して, 従来のプランクトンネットなどで得られた結果と比較した場合も含め, 主に2つの問題を指摘できる。第1はカメラを用いた画像記録の特性に起因する問題である。VPR IIでは, 高い空間の分解能でプランクトンの分布を把握し, かつ現場におけるプランクトンの生態を正確に記録するため, 第2章で述べたようにネットによる濃縮を行わず, 枠などで囲われていない開放的な空間を記録する方式を採用した (Davis *et al.*, 1992)。しかし, 3次元の空間を記録した1枚の画像 (フレーム) から, 記録された空間の体積 (視野体積, Image Volume) を正確に見積もることは難しい (Akiba *et al.*, 2000)。これに対し, カメラの前にフローセル (flow cell) を置き, これを通過するプランクトンを記録する場合 (閉鎖的な空間の記録), 常に一定の視野体積を記録することができる (津田, 1994;

Akiba *et al.*, 2000)。しかし、フローセル方式は、記録までに時間差が生ずるため高い空間分解能での観測が難しいこと、脆弱な個体が破損するといった問題がある。VPR II では、事前の較正と照明の調整によって、合焦したプランクトンだけをフレーム内から抽出・記録できるように設定することで、一定の被写界深度内、すなわち一定の視野体積内にあるプランクトンのみを記録可能とした。しかし、較正過程においてROIの抽出に関わる条件値（パラメーター）の決定方法に客観的な基準が示されておらず、また、パラメーターの設定によってはプランクトンが記録されない場合もあった（市川ら, 2003）。本研究では、分類群ごとの記録特性および適切なROIの抽出パラメーターを明らかにするとともに、客観的な数値として得られた画像の輝度階調を基準にして、一定の視野体積内にある合焦したROIを抽出する手法を開発した（第3章；市川ら, 2005）。その結果、枠などで囲われていない開放的な空間を記録するVPR II においても、記録される視野体積の見積り精度を上げることでデータ信頼性を向上させることが可能となった。分類群や観測海域によって異なる光学的特性に対しては、今後、全てのフレームを記録し、観測後または観測と並行して適切な条件ごとにROIの抽出を行うような改良を図ることが望ましいと考えられる。ただし、VPR II も含め、二次元で記録する測器ではプランクトンの向きによって正確な大きさを把握できない問題点がある。今後、技術的にはSIPPERのような3次元からの記録、画像解析からの復元による解決も可能と考えるが、本研究で行ったような換算式から平均サイズとして見積もるための精度の向上や誤差範囲の検証も必要と考えられる。

第2は、現場におけるプランクトン密度が正確に反映されているかという問題である。プランクトンの分布密度は均一でなく、種や分類群によって分布密度は変わるため（Lalli and Parsons, 1997）、従来の手法であるプランクトンネットにおいても同様の問題を含んでいる。Davis *et al.* (1992) は、分類群ごとに典型的なプランクトンの個体数密度を仮定し、個体間の距離、VPRの視野および曳航速度との関係を見積もり、観測対象に合わせた視野と適切な曳航速度を示した。また、翼足類などのように平均的な分布密度が希薄なものほど群集団を形成するため、分布密度が低い場合でもVPRによる検出が可能とした。本研究で対象とした親潮域、黒潮親潮移行域における主要なメソ動物プランクトン上位40種の150 m以浅における平均個体数密度は1~40個体/m³程度であり（小達, 1994）、VPR II の視野（0.0045 m³/sec）と曳航速度（0.3 m/sec以上）から計算した場合、観測海域においてVPR II は少なく

とも5 mの空間分解能でプランクトンの分布を把握していたと推定できる。MOCNESSとの比較では、曳網深度幅である50 mまたは100 mの空間分解能で比較したため濾水量不足による問題は少ないと考えられた。実際、採集による物理的破損の影響を受けにくいカイアシ類について、VPR II とMOCNESSでほぼ等しい結果が得られた（第4章；市川ら, 2006a）。一方、VPR II の濾水量と個体数密度を用いてプランクトンが検出できない確率（ p_{nd} ）を算出し、プランクトン個体数密度の過小評価の有無およびその要因について考察した結果では、濾水量不足と考えられる過小評価の要因以外に、逃避の影響（毛顎類）、VPR II 自身の視野の狭さや照明方法に起因する影響（管クラゲ類）が示唆された（第4章；市川ら, 2006a）。観測対象に合わせた視野と曳航速度の選択の重要性を示す結果であると考えられる。現在のVPR II の画像だけでは、種組成が複雑な親潮域、移行域において種の同定が行えないという問題点がある。データ信頼性の検証のためだけでなく、種組成に関する情報を得るためにも、VPR II の観測と従来のプランクトンネットによる採集との併用は不可欠である。照明およびカメラ視野と画素数のような技術的な問題については、VPR II 自身、現在も改良・開発が継続されている測器であり、将来的に解決が図られていくと思われる。

6.2. プランクトンの群集構造

第1章で述べたように、クラゲ類、クシクラゲ類をはじめ、動物プランクトンの群集構造およびその変動機構を把握するためには、動物プランクトンの分布構造と現存量を正確に把握することが不可欠である。沿岸域においては、クラゲ類、クシクラゲ類の増加による社会生活への影響や漁業資源への被害が指摘され（安田, 1988; Zaitsev, 1992; Mills, 2000; Shiganova and Bulgakova, 2000; Oguz *et al.*, 2001; Purcell and Arai, 2001）、大西洋においては気候変動と関係したクラゲ類の増加が報告されている（Lynam *et al.*, 2004; 2005）。しかし、これらの研究が対象としたクラゲ類は、大型かつネット採集で破損しにくい鉢虫類が中心であり、沖合域における報告もBrodeur *et al.* (1999; 2002) など限られている。本研究では、知見が少なかった沖合域におけるヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の現存量および鉛直分布構造を、VPR II とプランクトンネットの併用により明らかにした。従来行われてきたプランクトンネットのみの採集結果に比べ、25~500 m層におけるヒドロクラゲ類の平均個体数密度は4.5倍（第4章；市川ら, 2006a）、現存量では14倍高い

結果が示された（第5章;市川ら, 2006b）。しかし, 25～500 m層におけるカイアシ類の平均現存量や生産速度と比較した場合, クラゲ類の平均現存量あるいは餌料要求量は2桁かそれ以上小さい結果であった（第5章;市川ら, 2006b）。本研究では, クラゲ類, クシクラゲ類の現存量および餌料要求量は既存の換算式から見積もっており, また, クラゲ類では種や餌料密度によって餌料対象や摂食速度も変わるとされるが（Arai, 2001）, その点も考慮していない。一方, クラゲ類の捕食速度は主要な餌生物であるカイアシ類の生産速度は超えず, クラゲ類による捕食だけで餌生物の減少は説明できないこと（Daan, 1989; Purcell *et al.*, 1994; Schneider and Behrends, 1994）, 親潮域の躍層以浅におけるメソ動物プランクトン現存量に占めるクラゲ類の割合は, 5月に20%近くと多かったがそれ以外の季節は数%以下に過ぎなかったことも示されている（Shinada *et al.*, 2001）。したがって, 観測を行った6～7月においては, 25～500 mの水柱の平均で考えた場合, クラゲ類, クシクラゲ類の個体群がカイアシ類個体群に直接影響を与えていた可能性は少ないと考えるのが妥当である。沿岸域では, 大量発生したクラゲ類, クシクラゲ類の単一種が, 生態系や社会生活へ影響をおよぼしているが（安田, 1988; Shiganova and Bulgakova, 2000）, 沖合域においては, クラゲ類, クシクラゲ類だけでなく, 喜多村（2003）が指摘したように毛顎類や端脚類のような他の肉食性動物プランクトン, さらに頭足類や魚類との関係も含めて考えることも必要である。

Larson（1987）は, バンクーバー島のSaannich Inletにおいて観測を行い, 25 m以浅におけるクラゲ類, クシクラゲ類の捕食量は, カイアシ類現存量の1%/day以下で影響は小さいが, 5 m以浅では, 現存量の5～10%/dayと高くなり, 深度によってカイアシ類への影響が異なること, ノープリウス幼生やオキアミ卵に対するクラゲ類, クシクラゲ類の捕食は現存量の10～40%/dayに相当するため, 餌の競合者である魚類（サケ類）への影響も否定できないとした。本研究では, クラゲ類, クシクラゲ類の鉛直分布はカイアシ類とは異なって不均一であり, 表層だけでなく中層においても分布極大層が存在すること, さらに10 m深ごとに計算したクラゲ類, クシクラゲ類の現存量は, 25～500 mの平均現存量に較べて平均5～10倍高いことを示した（第5章;市川ら, 2006b）。Toyokawa *et al.*（2003）は, 中層においてクシクラゲ類の群集形成を観測しており, Larson（1987）の報告と同様に, こうした分布の極大層におけるクラゲ類, クシクラゲ類の他の生物群に対する影響は無視できないと考えられる。特に

表層においては, ニシン仔稚魚との競合（Moller, 1984; Purcell and Grover, 1990）, 0歳魚と4種のクラゲ類との関係（Purcell and Sturdevant, 2001）, 毛顎類との競合（Baier and Purcell, 1997）が示されている。本研究でも, 表層においてクシクラゲ類の顕著な極大層が観測されており（第5章;市川ら, 2006b）, クラゲ類, クシクラゲ類の餌料となるプランクトンだけでなく, 餌料競合者である仔稚魚や他の動物プランクトンとの関係についても検討していく必要があると考えられた。

本研究では, 中層におけるカイアシ類や放散虫類, 懸濁粒子の鉛直分布構造が水塊構造によって影響を受けていた可能性を示すとともに, カイアシ類と懸濁粒子の分布の関係は物理構造だけでは決まっていない可能性も指摘した（第5章）。一方, クラゲ類, クシクラゲ類の鉛直分布要因については, 観測事例が十分でないこと, 個体数密度が低いためカイアシ類と同じ空間分解能で比較できないことから, 他の生物との関係や物理構造との関係について議論できなかった。しかし, 中層におけるクラゲ類は, 化学反応による餌の捕獲（探査）を行うこと（Tamburri *et al.*, 2000）, 深度によって出現種が異なり（Mackie, 1985）, 餌の選択性も違うことから（Arai, 2001）, 中層におけるクラゲ類, クシクラゲ類の分布がカイアシ類や懸濁粒子の分布に影響を受けていた可能性は否定できない。今後, VPR IIなどで得られたカイアシ類の詳細な鉛直分布構造を考慮し, 特定深度におけるプランクトンネット採集や潜水艇などの観測を通して, クラゲ類やマイクロネクトンなどの現存量を把握することも必要と考えられた。また, VPR IIを用いることで, こうした深度を特定することが可能になると考えられる。塩分極小以深の北太平洋中層水に分布するカイアシ類, 放散虫類, 懸濁粒子は, 水塊の移流・循環によって水平輸送されると考えられ（第5章）, 大型カイアシ類では季節鉛直輸送量の15～20%が物理過程によって水平輸送される可能性が指摘されている（清水ら, 2006）。顕著な鉛直移動を行わないクラゲ類, クシクラゲ類の分布深度または分布水塊が, 餌料によって影響を受けていたと仮定した場合, 同一水塊内で共に輸送されるカイアシ類など他の生物との関係は興味深い。表層において深度ごとに生態系の群集構造が変わることが示されているのと同様, 中層においても深度という指標だけでなく物理性質が同じ水塊, あるいはプランクトンの分布が集中している水塊ごとの評価が必要であろう。VPR IIでは画像の記録と同時に, 水深, 水温, 塩分などの物理環境データを記録できる。言い換えれば画像自身が水温, 塩分, 水深など物理データを情報として保持しているといえる。従来のプランクトンネットによる採

集では、ある幅を持った水深によってしかデータを得ることができなかったが、VPR II では、観測後、必要に応じて水温、塩分、密度のような水深以外の条件を用いて、新たなデータ系列の構築が可能である

動物プランクトンの大きさは数 μ mから数mにおよび、分布や形態もさまざまであるので (Lenz, 2000)、幅広い範囲をひとつの手法によって全て把握し解析することは不可能であり、対象生物や研究目的に合わせた選択が必要である。一方、従来とは異なる手法を用いることで、新たな知見が得られる可能性も高い。メソ動物プランクトン群集については、従来、用いられてきたプランクトンネット採集などの手法に加え、VPR II を用いることで、プランクトンの詳細な分布構造と、脆弱なプランクトンの現存量に関する情報が新たに得られた。VPR II は、新たな視点から生態系構造を解析するためにも有用な測器であると考えられる。

要 約

動物プランクトン群集は、海洋生態系において物質輸送、生物生産および魚類資源加入における仲介者として重要な役割を担う。動物プランクトンの現存量を把握し、分布構造と群集構造を明らかにすること、さらに、変動機構を解明して他生物への影響を明らかにしていくことは、海洋生態系の研究や水産資源の研究において重要な課題である。しかし、従来行われてきたプランクトンネットによる採集だけでは、クラゲ類、クシクラゲ類のような脆弱な動物プランクトンの正確な現存量の把握、あるいは詳細な分布構造の解明は困難であり、また採集試料のデータ化に時間と労力を要する問題もあった。

本研究では、このようなプランクトン研究における問題解決のため、国内では使用例がない画像記録系測器であるビデオプランクトンレコーダー (new Video Plankton Recorder, VPR II) を用いた観測および解析手法の確立を行った。また、本州東方海域のメソ動物プランクトン群集を対象に、VPR II で記録された画像データとプランクトンネットによる採集結果を比較し、それぞれの長所・短所を検討した。さらに、水産資源的に、かつ環境変動に関わる物質循環の観点から重要な海域と考えられる親潮域、黒潮・親潮移行域において、魚類仔稚魚やカイアシ類などの捕食者として重要なクラゲ類、クシクラゲ類の正確な現存量をVPR II を用いて見積もるとともに、カイアシ類を中心としたメソ動物プランクトンの詳細な鉛直分布構造の解析を行い、メソ動物プランクトンの群集構造ならびに生

物相互の関係について考察した。

1. VPR II における画像取得パラメーターの特性

VPR II を用いてゼラチン質プランクトンを画像として確実に記録するため、画像取得過程において重要な2つのパラメーター (設定条件, Segmentation Threshold; 以下Seg-T, Sobel Threshold; 以下Sob-T) の特性を把握するため、また、VPR II が記録した一定の空間の体積 (視野体積) を正確に見積もり、合焦した画像のみ選択する手法を検討するため、カイアシ類 (*Neocalanus plumchrus*) とクラゲ (管クラゲの一種) を材料に用いた室内実験を行った。

実験の結果、カイアシ類はSeg-TおよびSob-Tがそれぞれ160以上と70以上、管クラゲは130以上と80以下の場合にのみ合焦画像が記録されること、この時のパラメーターはカイアシ類とクラゲで異なることが明らかになった。従って、複数の分類群の画像を確実に記録するためは、非合焦画像も含め広い範囲で記録できるようなSeg-TおよびSob-Tの条件が不可欠であることが示された。そこで非合焦画像を含むプランクトン画像から一定の視野体積内にある合焦画像のみ選択するため、客観的な数値として得られた画像の輝度階調の値を用いてカメラからの距離および合焦の適否を判断する手法を開発した。本研究では画像の輝度階調の最大値が150以上の場合に合焦した画像と判断された。本研究により画像記録パラメーターの特性が明らかになり、さらに客観的な判断基準に基づいて一定の視野体積内の合焦画像を選択することで、精度の高い動物プランクトンの定量化が可能となった。

2. メソ動物プランクトンの個体数密度把握におけるVPR II とMOCNESSとの比較

VPR II で得られた動物プランクトン個体数密度の有効性を検討するため、2003年7月に本州東方の黒潮・親潮移行域に設定した測点の25~500 m深の8層において、VPR II で記録された画像とMOCNESSで採集された動物プランクトンの個体数密度を比較した。また、VPR II 画像の自動解析結果と肉眼による計測結果を比較・検討し、主要な分類群について画像の自動解析結果からプランクトンの主要部位の長さを求める換算式を作成した。

2-1. VPR II とMOCNESSの個体数密度の比較

プランクトンが検出されない確率 (p_{nd}) が0.05以下を満たす場合について検討した結果、MOCNESS採集において物理的な破損を受けにくいと考えられたカイアシ類の個体数密度では、VPR II とMOCNESSの間で

有意な正の相関 ($n = 29, p < 0.5$) が認められた。一方、脆弱な放散虫類、ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の個体数密度は、手法間に有意な相関はなく、VPR II が高い傾向を示した。特に、ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類では常にVPR II の個体数密度が高く、プランクトンネット採集による物理的な破損や固定による溶解・収縮の影響を受けやすい分類群に対し、VPR II を用いた観測が有効であることが示された。これに対して毛顎類の個体数密度はMOCNESSよりVPR II で低く、VPR II からの逃避による影響の結果と推察された。管クラゲ類、サルバ・ウミタル類および尾虫類の個体数密度は、VPR II が高い場合、逆にMOCNESSが高い場合のいずれも観測され、一定の傾向は認められなかった。これは、群集団の形成などプランクトンの分布形態による影響、あるいはネット採集試料の計数・計測結果に起因した結果と考えられた。

2-2. VPR II によるヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の個体数密度の把握

2003年7月の黒潮・親潮移行域においてVPR II で記録されたヒドロクラゲ類の25~500 m層の個体数密度は0.8~1.3個体/m³、クシクラゲ類の個体数密度は0.5~0.8個体/m³であった。ヒドロクラゲ類の個体数密度は、VPR II で得られた結果がMOCNESS採集結果より2.2~4.5倍高かった。また、VPR II で記録されたヒドロクラゲ類は全個体数の89%が傘幅10 mm以下、クシクラゲ類は87%が体長5 mm以下の個体が占めた。MOCNESSで採集された試料から3 mm以下の個体は確認できず、従来のプランクトンネットによる採集では特に小型個体が過小評価となっていたことが示された。ヒドロクラゲ類のカイアシ類に対する個体数密度の比は、MOCNESSが0.03、VPR II が0.07~0.16であり、VPR II がMOCNESSに比べて最大5倍高かった。また、カイアシ類の個体数密度に対するクシクラゲ類の個体数密度の割合は、ヒドロクラゲ類に匹敵するほど高い場合があることが明らかとなった。

3. VPR II を用いた親潮域および黒潮・親潮移行域中表層におけるメソ動物プランクトンの現存量および鉛直分布特性の把握

2003年7月および2004年6月に、本州東方の親潮域および黒潮・親潮移行域の25~500 m深においてVPR II による観測ならびにプランクトンネットによる層別採集を行い、従来のプランクトンネット採集では過小評価されてきたクラゲ類、クシクラゲ類の現存量を正確に見積もった。さらに、カイアシ類を中心とした動

物プランクトン群集の詳細な鉛直分布構造を把握し、水塊構造が動物プランクトン群集に与える影響および生物相互の関係について考察した。

3-1. ヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の鉛直分布および現存量

ヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の鉛直分布はカイアシ類とは異なり断続的であった。ヒドロクラゲ類の分布の極大層は、北太平洋中層水(NPIW)の指標とされる26.6 σ_θ よりも深い深度に形成され、密度躍層以浅(表層)には分布極大層が認められなかった。一方、クシクラゲ類の分布の極大層は、表層およびNPIWのいずれにも認められた。表層のクシクラゲ類の分布極大層は、蛍光光度が極大となった深度の直下に認められ、餌料環境との関係が推察された。VPR II とプランクトンネット双方のデータを用いて採集層別に見積もったクラゲ類・クシクラゲ類の平均現存量は0.002~0.106 mgC/m³ (平均±標準偏差 = 0.035±0.031, $n = 40$) の範囲にあった。この値は、プランクトンネットの結果のみを用いて見積もった場合に比べ平均14倍高く(0.3~260, 標準偏差 = 43.8, $n = 40$)、従来のプランクトンネット採集による結果が過小評価であったことが示された。クラゲ類現存量のカイアシ類現存量に対する割合は0.01~5.13%となった。1%以上となった分布層は全てNPIW内にあり、ヒドロクラゲ類またはクシクラゲ類の分布極大層と一致した。カイアシ類の日間生産速度に対するクラゲ類の日間餌料要求量の割合は1.5%~5.4%の範囲であった。クラゲ類は群集団を形成する可能性が高く、分布の極大層では、他の生物群に対してより大きな影響を及ぼすと考えられた。

3-2. カイアシ類を中心とした表層~中層におけるメソ動物プランクトン

カイアシ類および懸濁粒子の鉛直分布の極大層は、密度躍層以浅の表層では蛍光光度が極大値となった直下に認められ、カイアシ類の分布と餌料環境との関係が推察された。密度躍層以深の中層におけるカイアシ類の全ての分布の極大層は、塩分または水温極小以深(26.7 σ_θ 以深)のNPIW内に存在した。NPIW内で最も浅い深度に出現したカイアシ類の分布の極大層は、VPR II の1キャストを除き、26.8 σ_θ 付近に出現した。また、水塊の水平貫入(または移流)があったと考えられた水塊に分布の極大層が出現する傾向が認められた。放散虫類もNPIW内で同様な分布が認められた。懸濁粒子の鉛直分布との関係ならびに過去の研究事例から検討した結果、中層におけるカイアシ類の分布深度は、餌料環境との関係が示唆され、また放散虫類、

懸濁粒子と同様に、カイアシ類の鉛直分布構造も水塊構造による影響を受けていた可能性が指摘された。中層においても深度または水塊構造ごとに群集構造の解析が必要と考えられた。

以上、本研究では、VPRⅡの画像取得パラメータの特性を明らかにし、定量性の高いデータを得るための手法を開発するとともに、クラゲ類、クシクラゲ類を中心とした脆弱な動物プランクトンの現存量の把握およびメソ動物プランクトンの詳細な分布構造の把握にVPRⅡを使った観測が有効であることを示した。また、VPRⅡとプランクトンネット採集の双方の結果をあわせることで動物プランクトンの詳細な鉛直分布構造と脆弱なプランクトンの現存量に関する新たな知見が得られ、新たな視点から動物プランクトン群集構造を解析できる可能性を示した。

謝 辞

本研究をまとめるにあたり、懇切なご指導をいただいた東京大学海洋研究所所長の寺崎 誠教授に心より感謝の意を表します。また同研究所海洋生態系動態部門の西田周平教授、津田 敦准教授、ならびに東京大学大学院の青木一郎教授、古谷 研教授には本稿に有益なご助言とご校閲をいただきました。深く感謝申し上げます。

共同研究者としてVPRⅡによる観測およびデータ解析に協力していただき、研究過程において多くの有益な助言や議論をいただいた遠洋水産研究所海洋研究グループの瀬川恭平氏に感謝いたします。測器を使った新しい研究への道を開いていただき、本稿をまとめる過程において数々の有益なご助言とご指導をいただいた水産総合研究センター業務企画部の中田 薫博士に深謝いたします。

中央水産研究所海洋生産部の広田祐一博士にはプランクトン採集や計測について基本的な考え方を改めてご教授いただき、また、中央水産研究所海洋生産部の宮地邦明博士と共に研究期間にわたって激励をいただきました。元中央水産研究所海洋生産部の松川康夫博士、佐々木克之博士には研究過程や海洋観測における基本的な考え方を教えていただきました。深く感謝申し上げます。VPRⅡによる観測手法やデータ解析に関して有益な意見をいただいたウッズホール海洋研究所のCavel S. Davis博士ならびにScott M. Gallager博士に感謝いたします。Davis博士には論文の内容について議論をしていただきました。改めて謝意を表します。

(株) エス・イー・エイの中川拓郎氏および田中照喜

氏、Sea Scan (株) のPierre Tillier氏にはVPRⅡに発生したトラブルに迅速かつ柔軟に対応していただき、新しい測器による観測に多大なご尽力をいただきました。また、(株) 日本海洋生物研究所の清沢弘志氏、古澤一思氏、平田敦洋氏にはVPRⅡで記録されたプランクトンの同定に有益なご助言をいただきました。ここに感謝の意を表します。

プランクトンの生態と画像選別に関して有益な助言をいただいた中央水産研究所海洋生産部の豊川雅哉博士、日高清隆博士、森田 宏氏、データ解析および解釈について真摯な議論をいただいた中央水産研究所海洋生産部の秋山秀樹博士、清水 学博士、小松幸生博士、研究の機会を与えていただき、研究過程において有益なご助言をいただいた中央水産研究所資源評価部の大関芳冲博士、東北区水産研究所の齋藤宏明博士、杉崎宏哉博士(現中央水産研究所)に感謝いたします。本研究期間において中央水産研究所高知黒潮研究拠点に在籍された研究者、職員、ならびに非常勤職員の皆様には公私に渡り多大なご協力をいただきました。深く感謝いたします。最後に、新しい測器による観測に熱意と誠意をもって取り組んで下さった水産総合研究センター漁業調査船俊鷹丸の小野田勝船長ほか乗組員の皆様に謝意を表します。

この研究の一部は農林水産技術会議委託プロジェクト研究「海洋生物資源の変動要因の解明と高精度変動予測技術の開発」の一環として行ったものである。

引用文献

- Akiba T., and Kakui Y., 2000: Design and testing of an underwater microscope and image processing system for the study of zooplankton distribution. *IEEE J. Oceanic Eng.*, **25**, 97-104.
- Arai M. N., 1988: Interactions of fish and pelagic coelenterates. *Can. J. Zool.*, **66**, 1913-1927.
- Arai M. N., 2001: Pelagic coelenterates and eutrophication: a review. *Hydrobiologia*, **451**, 69-87.
- Ashjian C. J., Davis C. S., Gallager S. M., and Alatalo P., 2001: Distribution of plankton, particles, and hydrographic features across Georges Bank described using the Video Plankton Recorder. *Deep Sea Res. II*, **48**, 245-282.
- 鮎貝天志, 石井晴人, 1989: カイアシ類の摂食, 「海洋生物学 一低次食段階論一」(西沢 敏 編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.49-71.
- Båmstedt U., Kaartvedt S., and Youngbluth M., 2003:

- An evaluation of acoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. *J. Plankton Res.*, **25**, 1307-1318.
- Backus R. H., and Barnes H., 1957: Television-echo sounder observations of midwater sound scatterers. *Deep Sea Res.*, **4**, 116-119.
- Baier C. T., and Purcell J. E., 1997: Trophic interactions of chaetognaths, larval fish, and zooplankton in the South Atlantic Bight. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **146**, 43-53.
- Bailey T. G., Youngbluth M. J., and Owen G. P., 1995: Chemical composition and metabolic rates of gelatinous zooplankton from midwater and benthic layer environments off cape Hatteras, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **122**, 121-134.
- Baker A. DE C., Clarke M. R., and Harris M. J., 1973: The N. I. O. combination net (RMT 1 + 8) and further developments of rectangular midwater trawls. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **53**, 167-184.
- Baumgartner M. F., 2003: Comparisons of *Calanus finmarchicus* fifth copepodite abundance estimates from nets and an optical plankton counter. *J. Plankton Res.*, **25**, 855-868.
- Beaulieu S. E., Mullin M. M., Tang V. T., Pyne S. M., King A. L., and Twining B. S., 1999: Using an optical plankton counter to determine the size distributions of preserved zooplankton samples. *J. Plankton Res.*, **21**, 1939-1956.
- Benfield M. C., Caron D. A., Michaels A. F., Gallagher S. M., and Davis C. S., 2002: Video plankton recorder reveals high abundances of colonial Radiolaria in surface waters of the central North Pacific. *J. Plankton Res.*, **24**, 797-805.
- Benfield M. C., Davis C. S., and Gallagher S. M., 2000: Estimating the in-situ orientation of *Calanus finmarchicus* on Georges Bank using the Video Plankton Recorder. *Plankton Biol. Ecol.*, **47**, 69-72.
- Benfield M. C., Davis C. S., Wiebe P. H., Gallagher S. M., Lough R. G., and Copley N. J., 1996: Video Plankton Recorder estimates of copepod, pteropod and larvacean distributions from a stratified region of Georges Bank with comparative measurements from a MOCNESS sampler. *Deep Sea Res. II*, **43**, 1925-1945.
- Benfield M. C., Rouge B., Trevorrow M. V., and Mackas D. L., 2004: In situ and experimental observations of the relationships between euphausiid orientation, vessel lights, and acoustical scattering. *J. Acoust. Soc. Am.*, **115**, 2558.
- Benfield M. C., Schwehm C. J., Fredericks R. G., Squyres G., Keenan S. F., and Trevorrow M. V., 2003: Measurement of zooplankton distributions with a high resolution digital camera system, in "Handbook of Scales in Aquatic Ecology: Measurement, Analysis and Simulation" (ed. by P. Strutton and L. Seuront), CRC Press, Boca Raton, pp.17-30.
- Biggs D. C., Bidigare R. R., and Smith D. E., 1981: Population density of gelatinous macrozooplankton: *in situ* estimation in oceanic surface waters. *Biol. Oceanogr.*, **1**, 157-173.
- Bouillon J., 1999: Hydromedusa, in "South atlantic Zooplankton" (ed. by D. Boltovskoy), Backhuys publishers, Leiden, pp. 385-466.
- Boyd C. M., 1973: Small scale spatial patterns of marine zooplankton examined by an electronic in situ zooplankton detecting device. *Neth. J. Sea Res.*, **7**, 103-111.
- Boyra G., Irigoien X., Aristegieta A., and Arregi I., 2005: Plankton Visual Analyser. *GLOBEC Internat Newsletter*, **11** (1), 9-10.
- Brodeur R. D., Mills C. E., Overland J. E., Walters G. E., and Schumacher J. D., 1999: Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fish. Oceanogr.*, **8**, 296-306.
- Brodeur R. D., Sugisaki H., Hunt G. L., 2002: Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **233**, 89-103.
- Brodeur R. D., and Ware D. M., 1992: Long-term variability in zooplankton biomass in the subarctic Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.*, **1**, 32-38.
- Bryant A. D., Hainbucher D., and Heath M., 1999: Basin-scale advection and population persistence of *Calanus finmarchicus*. *Fish. Oceanogr.*, **7**, 235-244.
- Cappo M., Speare P., and De'ath G., 2004: Comparison of baited remote underwater video stations (BRUVS) and prawn (shrimp) trawls for assessments of fish biodiversity in inter-reefal areas of the Great Barrier Reef Marine Park. *J.*

- Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **302**, 123-152.
- Checkley D. M., Dotson R. C., and Griffith D. A., 2000: Continuous, underway sampling of eggs of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) and northern anchovy (*Engraulis mordax*) in spring 1996 and 1997 off southern and central California. *Deep Sea Res. II*, **47**, 1139-1155.
- Checkley D. M., Ortner P. B., Settle L. R., and Cummings S. R., 1997: A continuous, underway fish egg sampler. *Fish. Oceanogr.*, **6**, 58-73.
- Chiba S., Tadokoro K., Sugisaki H. and Saino T., 2006: Effects of decadal climate change on zooplankton over the last 50 years in the western subarctic North Pacific. *Global Change Biol.*, **12**, 907-920.
- Childress J. J., Talor S. M., Cailliet G. M., and Price M. H., 1980: Patterns of growth, energy, utilization and reproduction in the some meso- and bathy pelagic fishes off Southern California. *Mar. Biol.*, **61**, 27-40.
- Cooke R. A., Terhune L. D. B., Ford J. S., and Bell W. H., 1970: An opto-electronic plankton sizer. *Fish. Res. Board of Canada. Technical Report*, **172**, 1-40.
- Cushing D. H., 1962: Patchiness. *Rapp. Proc.-Verb. Cons. int. Explor. Mer.*, **153**, 152-164.
- Cushing D. H., 1995: The long-term relationship between zooplankton and fish. *ICES J. Mar. Sci.*, **52**, 611-626.
- Daan R., 1989: Factors controlling the summer development of copepod populations in the southern bight of the North Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **23**, 305-322.
- Dale T., Bag_ien E., Melle W., and Kaartvedt S., 1999: Can predator avoidance explain varying overwintering depth of Calanus in different oceanic water masses? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **179**, 113-121.
- Davis C. S., Gallagher S. M., Berman M. S., Haury L. R., and Strickler J. R., 1992: The video plankton recorder (VPR): design and initial results. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **36**, 67-81.
- Davis C. S., Gallagher S. M., Marra M., and Stewart W. K., 1996: Rapid visualization of plankton abundance and taxonomic composition using the Video Plankton Recorder. *Deep Sea Res. II*, **43**, 1947-1970.
- Davis C. S., Hu Q., Gallagher S. M., Tang X., and Ashjian C. J., 2004: Real-time observation of taxa-specific plankton distributions: an optical sampling method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **284**, 77-96.
- Davis C. S., Thwaites F. T., Gallagher S. M., and Hu Q., 2005: A three-axis fast-tow digital Video Plankton Recorder for rapid surveys of plankton taxa and hydrography. *Limnol. Oceanogr. Methods*, **3**, 59-74.
- Donaghay P. L., Rines H. M., and Sieburth J. M., 1992: Simultaneous sampling of fine scale biological, chemical and physical structure in stratified waters. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **36**, 97-108.
- Edgerton H. E., 1977: Silhouette photography of small active subjects. *J. Microsc.*, **110**, 79-81.
- Edwards M., and Richardson A. J., 2004: Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, **430**, 881-884.
- Eisma D., Schuhmacher T., Boekel H., Vanheerwaarden J., Franken H., Laan M., Vaars A., Eijgenraam F., and Kalf J., 1990: A camera and image-analysis system for in situ observation of flocs in natural-waters. *Neth. J. Sea Res.*, **27**, 43-56.
- Falkenhaug T., 1996: Distributional and seasonal patterns of ctenophores in Malangen, northern Norway. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **140**, 59-70.
- Flinkma J., Aro E., Vuorinen I., and Viitasalo M., 1998: Changes in northern Baltic zooplankton and herring nutrition from 1980s to 1990s: top-down and bottom-up processes at work. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **165**, 127-136.
- Gallagher S. M., Davis C. S., Epstein A. W., Solow A., and Beardsley R. C., 1996: High-resolution observations of plankton spatial distributions correlated with hydrography in the Great South Channel, Georges Bank. *Deep Sea Res. II*, **43**, 1627-1663.
- Gallagher S. M., Yamazaki H., and Davis C. S., 2004: Contribution of fine-scale vertical structure and swimming behavior to formation of plankton layers on Georges Bank. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **267**, 24-43.
- Gallienne C. P., and Robins D. B., 2001: Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *J. Plankton Res.*, **23**, 1421-1432.

- Gifford D. J., 1993: Protozoa in the diets of *Neocalanus* spp. in the oceanic subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, **32**, 223-237.
- Gifford D. J., and Dagg M. J., 1991: The microzooplankton-mesozooplankton link: Consumption of planktonic protozoa by the calanoid copepods *Acartia tonsa* Dana and *Neocalanus plumchrus* Marukawa. *Mar. Microb. Food Webs*, **5**, 161-177.
- Gorsky G., Aldorf C., Kage M., Picheral M., Garcia J., and Favole J., 1992: Vertical distribution of suspended aggregates determined by a new Underwater Video Profiler. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, **68**, 13-23.
- Gorsky G., Flood P. R., Youngbluth M., Picheral M., and Grisoni J. M., 2000a: Zooplankton distribution in four Western Norwegian fjords. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **50**, 129-135.
- Gorsky G., and Picheral M., 2002: In situ investigations of gelatinous zooplankton and marine snow. *GLOBEC Internat. Newsletter*, **8** (2), 19-20.
- Gorsky G., Picheral M., and Stemmann L., 2000b: Use of the Underwater Video Profiler for the study of aggregate dynamics in the North Mediterranean. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **50**, 121-128.
- Gorsky G., Prieur L., Taupier-Letage I., Stemmann L., and Picheral M., 2002: Large Particulate Matter in the Western Mediterranean I. LPM distribution related to mesoscale hydrodynamics. *J. Mar. Syst.*, **33**, 289-311.
- Graham W. M., Martin D. L., and Martin J. C., 2003: In situ quantification and analysis of large jellyfish using a novel video profiler. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **254**, 129-140.
- Grosjean P., Picheral M., Warembourg C., and Gorsky G., 2004: Enumeration, measurement, and identification of net zooplankton samples using the ZOOSCAN digital imaging system. *ICES J. Mar. Sci.*, **61**, 518-525.
- Hamner W. M., 1975: Underwater observations of blue-water plankton - Logistics, techniques, and safety procedures for divers at sea. *Limnol. Oceanogr.*, **20**, 1045-1051.
- Harbison G. R., Biggs D. C., and Madin L. P., 1977: The associations of Amphipoda Hyperiidea with gelatinous zooplankton-II. Associations with Cnidaria, Ctenophora and Radiolaria. *Deep Sea Res.*, **24**, 465-488.
- Harbison G. R., Madin L. P., and Swanberg N. R., 1978: On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep Sea Res.*, **25**, 233-256.
- Harrison N. M., 1984: Predation on jellyfish and their associates by seabirds. *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 1335-1337.
- Hattori H., 1989: Bimodal vertical distribution and diel migration of the copepods *Metridia pacifica*, *M. okhotensis* and *Pleuromamma scutullata* in the western North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, **103**, 39-50.
- Hauray L. R., and Wiebe P. H., 1982: Fine-scale multi-species aggregations of oceanic zooplankton. *Deep Sea Res.*, **29**, 915-921.
- Head E. J. H., Harris L. R., and Aboudebs C., 1985: Effect of daylength and food concentration on insitu diurnal feeding rhythms in arctic copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **24**, 281-288.
- Herman A. W., 1983: Vertical distribution patterns of copepods, chlorophyll, and production in northeastern Baffin Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 709-719.
- Herman A. W., 1988: Simultaneous measurement of zooplankton and light attenuation with a new optical plankton counter. *Cont. Shelf Res.*, **8**, 205-221.
- Herman A. W., 1992: Design and calibration of a new optical plankton counter capable of sizing small zooplankton. *Deep-Sea Res. II*, **39**, 395-415.
- Herman A. W., Beanlands B., and Phillips E. F., 2004: The next generation of Optical Plankton Counter: the Laser-OPC. *J. Plankton Res.*, **26**, 1135-1145.
- Herman A. W., Cochrane N. A., and Sameoto D. D., 1983: Detection and abundance estimation of euphausiids using an optical plankton counter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **94**, 165-173.
- 廣田 薫, 1993: ファジィと画像パターン認識. 情報処理, **34**, 864-870.
- Hirota Y., and Hasegawa S., 1999: The zooplankton biomass in the Sea of Japan. *Fish. Oceanogr.*, **8**, 274-283.
- Honjo S., Spencer D. W., and Farrington J. W., 1982: Deep advective transport of lithogenic particles in Panama Basin. *Science*, **216**, 516-518.

- Hunt J., and Lindsay D. J., 1999: Methodology for creating an observational database of midwater fauna using aubmersibles: results from Sagami Bay, Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **46**, 75-87.
- 市川忠史, 2006: 黒潮生産力-VPR. 平成17年度資源動向要因分析調査報告書, 水産庁増殖推進部漁場資源課・水産総合研究センター, 100-101.
- 市川忠史, 加藤 聡, 中田 薫, 1999: 親潮水域および混合水域における動物プランクトン現存量把握のためのプランクトンカウンターの有効性. 中央水研報, **13**, 1-14.
- 市川忠史, 加藤 聡, 瀬川恭平, 2003: プランクトンセンサーで何が分かるかー水産海洋学の視点から. 日本プランクトン学会報, **50**, 29-35.
- 市川忠史, 瀬川恭平, 清沢弘志, 古澤一思, 寺崎 誠, 2006a: マクロ動物プランクトンの個体数密度把握におけるVPR II とMOCNESSとの比較ークラゲ類・クシクラゲ類に対するVPR II の有効性ー. 日本プランクトン学会報, **53**, 87-97.
- 市川忠史, 瀬川恭平, 寺崎 誠, 2005: VPR II における画像取得パラメーターの特性. 日本プランクトン学会報, **52**, 65-71.
- 市川忠史, 瀬川恭平, 寺崎 誠, 2006b: VPR II を用いた親潮域および黒潮・親潮移行域中表層におけるクラゲ類, クシクラゲ類の現存量および鉛直分布特性. 水産海洋研究, **70**, 240-248.
- Ikeda T., 1985: Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.*, **85**, 1-11.
- Incze L. S., Hebert D., Wolff N., Oakey N., and Dye D., 2001: Changes in copepod distributions associated with increased turbulence from wind stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **213**, 229-240.
- Iwamoto S., Checkley D. M., and Trivedi M. M., 2001: REFLICS: Real-time flow imaging and classification system. *Machine Vision and Applications*, **13**, 1-13.
- Jeffries H. P., Berman M. S., Poularikas A. D., Katsinis C., Melas I., Sherman K., and Bivins L., 1984: Automated sizing, counting and identification of zooplankton by pattern recognition. *Mar. Biol.*, **78**, 329-334.
- Kasuya T., Ishimaru T., and Murano M., 2000: Seasonal variations in abundance and size composition of the lobate ctenophore *Bolinopsis mikado* (Moser) in Tokyo Bay, central Japan. *J. Oceanogr.*, **56**, 419-427.
- 川合英夫, 1972: 黒潮と親潮の海況学. 海洋科学基礎講座 2 海洋物理 II, 岩下光男, 小牧勇蔵, 星野通平, 堀部純男, 増沢譲太郎 編, 東海大学出版会, 東京, pp. 129-320.
- 喜多村稔, 2003: 淡水と海洋のプランクトン研究の比較: 捕食者-被食者関係に注目して 4) クラゲ類の摂餌生態. 日本プランクトン学会報, **50**, 103-109.
- Kobari T., and Ikeda T., 1999: Vertical distribution, population structure and life cycle of *Neocalanus cristatus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on its regional variations. *Mar. Biol.*, **134**, 683-696.
- Kobari T., Shinada A., and Tsuda A., 2003: Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.*, **57**, 279-298.
- Lalli C. M., and Parsons T. R., 1997: Zoogeography of the holoplankton, in "Biological oceanography: an introduction, 2nd edition", Butterworth-Heinemann, Oxford, pp. 100-108.
- Larson R. J., 1986: Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast Pacific. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **99**, 107-120.
- Larson R. J., 1987: Daily ration and predation by medusae and ctenophores in Saanich Inlet, B.C., Canada. *Neth. J. Sea Res.*, **21**, 35-44.
- Lenz J., 2000: Introduction, in "Zooplankton Methodology Manual" (ed. by Harris R., Wiebe P. H., Lenz J., Skjoldal H. R., and Huntley M.), Academic Press, San Diego, pp. 1-32.
- Lenz J., Schnack D., Petersen D., Kreikemeier J., Hermann B., Mees S., and Wieland K., 1995: The Ichthyoplankton Recorder: a video recording system for in situ studies of small-scale plankton distribution patterns. *ICES J. Mar. Sci.*, **52**, 409-417.
- Longhurst A. R., Reith A. D., Bower R. E., and Seibert D. L. R., 1966: A new system for the collection of multiple serial plankton samples. *Deep Sea Res.*, **13**, 213-222.
- Lunven M., Gentien P., Kononen K., Le Gall E., and Daniellou M. M., 2003: *In situ* video and diffraction analysis of marine particles. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **53**, 1127-1137.
- Luo T., Kramer K., Goldhof D. B., Hall L. O., Samson S., Remsen A., and Hopkins T., 2004: Recognizing

- plankton images from the Shadow Image Particle Profiling Evaluation Recorder. *IEEE Trans. Syst. Man Cybern. B.*, **34**, 1753-1762.
- Lynam C. P., Hay S. J., and Brierley A. S., 2004: Interannual variability in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation. *Limnol. Oceanogr.*, **49**, 637-643.
- Lynam C. P., Heath M. R., Hay S. J., and Brierley A. S., 2005: Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **298**, 157-167.
- Mackas D. L., Sefton H., Miller C. B., and Raich A., 1993: Vertical habitat partitioning by large calanoid copepods in the oceanic subarctic Pacific during spring. *Prog. Oceanogr.*, **32**, 259-294.
- Mackie G. O., 1985: Midwater macrozooplankton of British Columbia studied by submersible PISCES IV. *J. Plankton Res.*, **7**, 753-777.
- Mackie G. O., and Mills C. E., 1983: Use of the PISCES IV submersible for zooplankton studies in coastal waters of British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40**, 763-776.
- Maddux W. S., and Kanwisher J. W., 1965: An *in situ* Particle Counter. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (suppl.), 162-168.
- Malkie M., Alquaddoomi O., and Katz J., 1999: Measurements of plankton distribution in the ocean using submersible holography. *Meas. Sci. Technol.*, **10**, 1142-1152.
- Mianzan H., 2001: Feeding on survival-food: gelatinous plankton as a source of food for anchovies. *Hydrobiologia*, **451**, 45-53.
- Mills C. E., 1995: Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, **52**, 575-581.
- Mills C. E., 2001: Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia*, **451**, 55-68.
- Moller H., 1984: Reduction of a larval herring population by jellyfish predator. *Science*, **224**, 621-622.
- Moore P. G., Rainbow P. S., and Larson R. J., 1993: The mesopelagic shrimp *Notostomus robustus* Smith (Decapoda: Oplophoridae) observed *in situ* feeding on the Medusan *Atolla wyvillei* Haeckel in the Northwest Atlantic, with notes on gut contents and mouthpart morphology. *J. Crustacean Biol.*, **13**, 690-696.
- Mullin M. M., Checkley Jr. D. M., and Thimman M. P., 2003: Temporal and spatial variation in the sizes of California current macrozooplankton: analysis by optical plankton counter. *Prog. Oceanogr.*, **57**, 299-316.
- 永田 豊, 1974: 微細構造, 「海洋物理学 I」(寺本俊彦編), 東京大学出版会, 東京, pp.207-239.
- 中野 洋, 1994: 画像解析による自動判別. 月間海洋, **26**, 57-63.
- Nakatsuka T., Yoshikawa C., Toda M., Kawamura K., and Wakatsuchi M., 2002: An extremely turbid intermediate water in the Sea of Okhotsk : implication for the transport of particulate organic carbon in a seasonally ice-bound sea. *Geophys. Res. Lett.*, **29**, 10.1029/2001GL014029.
- 西田周平, 2000: 親潮域におけるネット動物プランクトンの生物量—鉛直構造と成立要因. 日本プランクトン学会報, **47**, 125-128.
- Nishida S., and Ohtsuka S., 1996: Specialized feeding mechanism in the pelagic copepod genus *Heterorhabdus* (Calanoida: Heterorhabdidae), with special reference to the mandibular tooth and labral glands. *Mar. Biol.*, **126**, 619-632.
- Nishida S., Percy W. G., and Nemoto T., 1988: Feeding habits of mesopelagic shrimps collected off Oregon. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo*, **26**, 99-108.
- Nishizawa S., Fukuda M., and Inoue N., 1954: Photographic study of suspended matter and plankton in the sea. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **5**, 36-40.
- Nishikawa J., and Terazaki M., 1996: Tissue shrinkage of two gelatinous zooplankton, *Thalia democratica* and *Doliolletta gegenbauri* (Tunicata: Thaliacea) in preservative. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **43**, 1-7.
- Noto M., and Yasuda I., 1999: Population decline of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, in relation to sea surface temperature in the Kuroshio Extension. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 973-983.
- Norrbin M. F., Davis C. S., and Gallagher S. M., 1996: Differences in fine-scale structure and composition of zooplankton between mixed and

- stratified regions of Georges Bank. *Deep Sea Res. II*, **43**, 1905-1924.
- 小達和子, 1994: 東北海域における動物プランクトンの動態と長期変動に関する研究. 東北水研報, **56**, 115-173.
- Oguz T., Ducklow H. W., Purcell J. E., and Malanotte-Rizzoli P., 2001: Modeling the response of top-down control exerted by gelatinous carnivores on the Black Sea pelagic food web. *J. Geophys. Res. Oceans*, **106**, 4543-4564.
- 岡崎耕三, 1996: 画像の前処理方法, 「画像処理工学」(谷口慶治編), 共立出版, 東京, pp. 59-78.
- Olney J. E., and Houde E. D., 1993: Evaluation of in situ silhouette photography in investigations of estuarine zooplankton and ichthyoplankton. *Bull. Mar. Sci.*, **52**, 845-872.
- Ono T., Watanabe Y. W., and Sasaki K., 2000: Annual anthropogenic carbon transport into the North Pacific intermediate water through the Kuroshio/Oyashio interfrontal zone: an estimation from CFCs distribution. *J. Oceanogr.*, **56**, 675-689.
- 大関芳沖, 木村 量, 2002: 日本周辺海域の卵稚仔プランクトンモニタリング. 水産海洋研究, **66**, 262-264.
- Ortner P. B., Cummings S. R., and Aftiring R. P., 1979: Silhouette photography of oceanic zooplankton. *Nature*, **277**, 50-51.
- Ortner P. B., Hill L. C., and Edgerton H. E., 1981: In-situ silhouette photography of Gulf Stream zooplankton. *Deep Sea Res.*, **28**, 1569-1576.
- Osgood K. E., and Checkley, Jr. D. M., 1997: Observations of a deep aggregation of *Calanus pacificus* in the Santa Barbara Basin. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 997-1001.
- Ottersen G., Planque B., Belgrano A., Post E., Reid P. C., and Stenseth N. C., 2001: Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, **128**, 1-14.
- Paffenhöfer G. A., 1983: Vertical zooplankton distribution on the northeastern Florida shelf and its relation to temperature and food abundance. *J. Plankton Res.*, **5**, 15-33.
- Parsons T. R., and Lalli C. M., 1988: Comparative oceanic ecology of the plankton communities of the subarctic Atlantic and Pacific Oceans. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **26**, 317-359.
- Parsons T.R., Takahashi M., and Hargrave B., 1984: Biological Oceanographic Processes, 3rd Edition. Pergamon Press, Oxford, 330pp.
- Pingle K. K., 1969: Visual perception by a computer, in "Automatic Interpretation and Classification of Images" (ed. by Grasselli A.), Academic Press, New York, pp. 277-284.
- Platt T., Sathyendranath S., and Longhurst A., 1995: Remote-sensing of primary production in the ocean - promise and fulfillment. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **348**, 191-201.
- Postel L., Fock H., and Hagen W., 2000: Biomass and abundance, in "Zooplankton Methodology Manual" (ed. by Harris R., Wiebe P. H., Lenz J., Skjoldal H. R., and Huntley M.), Academic Press, San Diego, pp. 83-192.
- Purcell J. E., 1991: A review of cnidarians and ctenophores feeding on competitors in the plankton. *Hydrobiologia*, **216/217**, 335-342.
- Purcell J. E., and Arai M. N., 2001: Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, **451**, 27-44.
- Purcell J. E., and Grover J. J., 1990: Predation and food limitation as causes of mortality in larval herring at a spawning ground in British Columbia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **59**, 55-61.
- Purcell J. E., and Sturdevant M. W., 2001: Prey selection and dietary overlap among zooplanktivorous jellyfish and juvenile fishes in Prince William Sound, Alaska. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **210**, 67-83.
- Purcell J. E., White J. R., and Roman M. R., 1994: Predation by gelatinous zooplankton and resource limitation as potential controls of *Acartia tonsa* copepod populations in Chesapeake Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 263-278.
- Remsen A., Hopkins T. L., and Samson S., 2004: What you see is not what you catch: a comparison of concurrently collected net, Optical Plankton Counter, and Shadowed Image Particle Profiling Evaluation Recorder data from the northeast Gulf of Mexico. *Deep Sea Res.*, **51**, 129-151.
- Richardson A.J., and Schoeman D. S., 2004: Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*, **305**, 1609-1612.
- Richter C., 1995: Seasonal changes in the vertical distribution of mesozooplankton in the

- Greenland Sea Gyre (75°N) : distribution strategies of calanoid copepods. *ICES J. Mar. Sci.*, **52**, 533-539.
- Roe H. S. J., James P. T., and Thurston M. H., 1984: The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 6. Medusae, ctenophores, amphipods and euphausiids. *Prog. Oceanogr.*, **3** /4, 425-460.
- Roemmich D., and McGowan J., 1995: Climatic warming and the decline of zooplankton in the california current. *Science*, **268**, 352-353.
- Runge J. A., Pepin P., and Silvert W., 1987: Feeding behavior of the Atlantic mackerel *Scomber scombrus* on the hydromedusa *Aglantha digitale*. *Mar. Biol.*, **94**, 329-333.
- 齊藤宏明, 2007: 物質輸送の物理・生物過程の解明. 平成18年度「海洋生物資源の変動要因の解明と高精度変動予測技術の開発」報告書. 8-11.
- Saito H., Kasai H., Kashiwai M., Kawasaki Y., Kono T., Taguchi S., and Tsuda A., 1998: General description of seasonal variations of nutrients, chlorophyll-*a*, and netzooplankton biomass at A-line transect, Oyashio region, from 1990 to 1994. *Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst.*, **62**, 1-61.
- Sameoto D. D., 1984: Vertical distribution of zooplankton biomass and species in northeastern Baffin Bay related to temperature and salinity. *Polar Biol.*, **2**, 213-224.
- Sameoto D., Wiebe P. H., Runge J. A., Postel L., Dunn J., Miller C., and Coombs S. H., 2000: Collecting zooplankton, In "Zooplankton Methodology Manual" (eds. Harris, R., Wiebe, P. H., Lenz, J., Skjoldal, H. R. and Huntley, M.), Academic Press, San Diego, pp.55-81.
- Samson S., Hopkins T., Remsen A., Langebrake L., Suttén T., and Patten J., 2001: A system for high-resolution zooplankton imaging. *IEEE J. Oceanic Eng.*, **26**, 671-676.
- Salmon M., Jones T. T., and Horc K. W., 2004: Ontogeny of Diving and Feeding Behavior in Juvenile Seaturtles: Leatherback Seaturtles (*Dermochelys coriacea* L) and Green Seaturtles (*Chelonia mydas* L) in the Florida Current. *J. Herpetology*, **38**, 33-43.
- 佐藤恭司, 2002: 三陸沖海域におけるゼラチン質動物プランクトン現存量の長期変動. 東北大学大学院農学研究科 修士論文, 39pp.
- Schneider G., and Behrends G., 1994: Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and western Baltic. *ICES J. Mar. Sci.*, **51**, 359-367.
- Schulze P. C., Williamson C. E., and Hargreaves B. R., 1995: Evaluation of a remotely operated vehicle (ROV) as a tool for studying the distribution and abundance of zooplankton. *J. Plankton. Res.*, **17**, 1233-1243.
- Shiganova T. A., and Bulgakova Y. V., 2000: Effects of gelatinous plankton on Black Sea and Sea of Azov fish and their food resources. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 641-648.
- Shimizu Y., Iwao T., Yasuda I., Ito S., Watanabe T., Uehara K., Shikama N., and Nakano T., 2004: Formation process of North Pacific Intermediate Water revealed by profiling floats set to drift on 26.7sq isopycnal surface. *J. Oceanogr.*, **60**, 453-462.
- 清水勇吾, 高橋一生, 伊藤進一, 笥 茂穂, 中山智治, 2006: 亜寒帯大型カイアシ類による親潮域から混合域中層へ炭素輸送. 2006年度日本海洋学会春季大会, 講演要旨, 355.
- Shinada A., Ikeda T., Ban S., and Tsuda A., 2001: Seasonal dynamics of planktonic food chain in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *J. Plankton Res.*, **23**, 1237-1247.
- Sieracki C. K., Sieracki M. E., and Yentsch C. S., 1998: An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **168**, 285-296.
- Spencer M. L., Stoner A. W., Ryer C. H., and Munk J. E., 2005: A towed camera sled for estimating abundance of juvenile flatfishes and habitat characteristics: Comparison with beam trawls and divers. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **64**, 497-503.
- Sprules W. G., Bergstrom B., Cyr H., Hargraves B. R., Kilham S. S., MacIsaac H. J., Matsushita K., Stemberger R. S., and Williams R., 1992: Non-video optical instruments for studying zooplankton distribution and abundance. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **36**, 45-58.
- Stemann L., Gorsky G., J. Marty C., Picheral M., and Miquel J. C., 2002: Four years survey of large particles (>0.15 mm) vertical distribution (0-1000 m) in the NW Mediterranean. *Deep Sea Res. II*, **49**, 2143-2162.

- Stemmann L., Jackson G. A., and Ianson D., 2004: A vertical model of particle size distributions and fluxes in the midwater column that includes biological and physical processes-Part I: model formulation. *Deep Sea Res.*, **51**, 865-997.
- Stich H. B., and Lampert W., 1981: Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature*, **293**, 396-398.
- Sutton T., Hopkins T., Remsen A., and Burghart S., 2001: Multisensor sampling of pelagic ecosystem variables in a coastal environment to estimate zooplankton grazing impact. *Cont. Shelf Res.*, **21**, 69-87.
- Tadokoro K., Chiba S., Ono T., Midorikawa T., and Saino T., 2005: Interannual variation in Neocalanus biomass in the Oyashio waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **14**, 210-222.
- 高橋素光, 2001: カタクチイワシの仔稚魚期における成長・発達様式と資源加入機構. 東京大学農学生命科学研究科 学位論文, 107pp.
- 谷口 旭, 1986a: 海とプランクトン—浮遊生物学概説〔1〕. 海洋と生物, **8**, 82-87.
- 谷口 旭, 1986b: 海とプランクトン—浮遊生物学概説〔2〕. 海洋と生物, **8**, 162-167.
- Tamburri M. N., Magdalena N. H., and Robison B. H., 2000: Chemically regulated feeding by a midwater medusa. *Limnol. Oceanogr.*, **45**, 1661-1666.
- Tang X., Stewart W. K., Vincent L., Huang H., Marra M., Gallagher S. M., and Davis C. S., 1998: Automatic plankton image recognition. *Artificial Intelligence Review*, **12**, 177-199.
- 寺崎 誠, 浜口正巳, 薄 浩則, 石岡宏子, 2001: 画像解析システムを用いた二枚貝幼生の自動識別法の試み. *La mer*, **39**, 87-93.
- Terazaki M., and Ishii T., 1986: Examination of the possibility of automated identification of Chaetognatha utilizing an image processor. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **33**, 95-100.
- Terazaki M., and Marumo R., 1979: Diurnal vertical migration of *Sagitta elegans* Verrill in the Western North Pacific Ocean. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **26**, 11-17.
- Thibault-Botha T., and Bowen T., 2004: Impact of formalin preservation on *Pleurobrachia bachei* (Ctenophora). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **303**, 11-17.
- Thuesen E. V., and Childress J. J., 1994: Oxygen consumption rates and metabolic enzyme activities of oceanic California medusae in relation to body size and habitat depth. *Biol. Bull.*, **187**, 84-98.
- Tian Y., Akamine T., and Suda M., 2004: Modeling the influence of oceanic-climatic changes on the dynamics of Pacific saury in the northwestern Pacific using a life cycle model. *Fish. Oceanogr.*, **13** (sup.1), 125-137.
- Tiselius P., 1998: An *in situ* video camera for plankton studies: design and preliminary observations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **164**, 293-299.
- 豊川雅哉, 2001: クラゲ類・クシクラゲ類の生物量と食物網. 月刊海洋 号外, **27**, 166-172.
- Toyokawa M., Toda T., Kikuchi T., Miyake H., and Hashimoto J., 2003: Direct observations of a dense occurrence of *Bolinopsis infundibulum* (Ctenophora) near the seafloor under the Oyashio and notes on their feeding behavior. *Deep Sea Res.*, **50**, 809-813.
- Trevorrow M. V., Mackas D. L., and Benfield M. C., 2005: Comparison of multifrequency acoustic and *in situ* measurements of zooplankton abundances in Knight Inlet, British Columbia. *J. Acoust. Soc. Am.*, **117**, 3574-3588.
- Tsuda A., and Nemoto T., 1992: Distribution and growth of salps in a Kuroshio warm-core ring during summer 1987. *Deep Sea Res.*, **39**, S219-S229.
- Tsuda A., Saito H., and Kasai H., 1999: Life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* in the western subarctic Pacific. *Mar. Biol.*, **135**, 533-544.
- Tsuda A., Saito H., and Kasai H., 2001: Life histories of *Eucalanus bungii* and *Neocalanus cristatus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **13** (sup.1), 10-20.
- 津田良平, 1994: 光・画像計測. 月刊海洋, **26**, 50-56.
- Tsuji T., and Nishikawa T., 1984: Automated identification of red tide phytoplankton *Prorocentrum triestinum* in coastal areas by image analysis. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **40**, 425-431.
- Tsunogai S., Ono T., and Watanabe S., 1993: Increase in total carbonate in the western North Pacific water and a hypothesis on the missing sink of

- anthropogenic carbon. *J. Oceanogr.*, **49**, 305-315.
- Uhlman D., Schimpert O., and Uhlman W., 1978: Automated phytoplankton analysis by a pattern recognition method. *Int. Rev. ges Hydrobiol.*, **63**, 575-583.
- Vinogradov M. E., 1997: Some problems of vertical distribution of meso- and macroplankton in the ocean. *Adv. Mar. Biol.*, **32**, 1-92.
- Warren J. D., Stanton T. K., Benfield M. C., Wiebe P. H., Chu D., and Sutor M., 2001: In situ measurements of acoustic target strengths of gas-bearing siphonophores. *ICES J. Mar. Sci.*, **58**, 740-749.
- Wiebe P. H., and Benfield M. C., 2003: From the Hensen net toward four-dimensional biological oceanography. *Prog. Oceanogr.*, **56**, 7-136.
- Wiebe P. H., and Holland W. R., 1968: Plankton patchiness: effects on repeated net tows. *Limnol. Oceanogr.*, **13**, 315-332.
- Wiebe P. H., Morton A. W., Bradley A. M., Backus R. H., Craddock J. E., Barber V., Cowles T. J., and Flierl G. R., 1985: New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Mar. Biol.*, **87**, 313-323.
- Wiebe P. H., Stanton T. K., Greene C. H., Benfield M. C., Sosik H. M., Austin T., Warren J. D., and Hammar T., 2002: BIOMAPER II: an integrated instrument platform for coupled biological and physical measurements in coastal and oceanic regimes. *IEEE J. Oceanic Eng.*, **27**, 700-716.
- Yasuda I., 1997: The origin of the North Pacific Intermediate Water. *J. Geophys. Res.*, **102**, 893-909.
- Yasuda I., Kouketsu S., Katsumata K., Ohiwa M., Kawasaki Y., and Kusaka A., 2002: Influence of Okhotsk Sea Intermediate Water on the Oyashio and North Pacific Intermediate Water. *J. Geophys. Res.*, **107**, 3237, doi:10.1029/2001JC001037.
- 安田 徹, 1988: ミズクラゲの研究. 水産研究叢書 37, 日本水産資源保護協会, 東京, 139pp.
- Youngbluth M. J., and Birstedt U., 2001: Distribution, abundance, behavior and metabolism of *Periphylla periphylla*, a mesopelagic coronate medusa in a Norwegian fjord. *Hydrobiologia*, **451**, 321-333.
- Zaitsev Y. P., 1992: Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. *Fish. Oceanogr.*, **1**, 180-189.
- Zhou M., and Tande K., 2002: Introduction. Optical Plankton Counter workshop. *GLOBEC Report*, **17**, 1-2.

付 図 一VPR II で記録されたプランクトン一

原生動物門 (Protozoa)
放散虫上綱 (Radiolaria)
フェオダリア綱 (Phaeodaria)
 フェオスフェラ目? (Phaeosphaerida)
 オーロスフェラ科? (Aulosphaeridae)
 カノスフェラ科? (Cannosphaeridae?)
目以下不明の放散虫 (フェオスフェラ目?)

刺胞動物門 (CNIDARIA)
ヒドロクラゲ綱 (Hydrozoa)
 硬クラゲ目 (Leptomedusae)
 剛クラゲ目 (Trachymedusae)
 その他のヒドロクラゲ綱
 管クラゲ目 (Siphonophora)

有櫛動物門 (CTENOPHORA)
有触手綱 (Tentaculata)
 カブトクラゲ目 (Lobata)
 フウセンクラゲ目 (Cydippida)
 その他目以下不明
無触手綱 (Atentaculata)
 ウリクラゲ目 (Beroida)

軟体動物門 (MOLLUSCA)
腹足綱 (Gastropoda)
 有殻翼足目 (Thecosomata)
 裸殻翼足目 (Gymnosomata)
 ハダカカメガイ科 (Clionidae)

環形動物門 (ANNELIDA)
多毛綱 (Polychata)

節足動物門 (ARTHROPODA)
甲殻亜門 (CRUSTACEA)
介形亜綱 (Ostracoda)
カイアシ亜綱 (Copepoda)
カラヌス目 (Calanoida)
 ユウキータ科 (Euchaetidae)
 Paraeuchaeta sp.
 ユウカラヌス科 (Eucalanidae)
 Eucalanus bungi
 カラヌス科 (Calanidae)
 Neocalanus sp.
 Neocalanus cristatus

メトリディア科 (Metridindae)

Metridia sp.

軟甲綱 (Malacostraca)

アミ目 (Mysidacea)

端脚目 (Amphipoda)

タルマワシ科 (Phronimidae)

その他 科以下が不明

オキアミ目 (Euphausiacea)

Euphausia sp.

毛顎動物門 (CHAETOGNATHA)

脊索動物門 (CHAETOGNATHA)

被囊動物亜門 (TUNICATA)

タリア綱 (Thaliacea)

筋帯亜綱 (Myosomata)

ウミタル目 (Doliolidae)

尾虫綱 (Appendiculata)

尾虫目 (Appendicularia)

サイズチボヤ科 (Fritillaridae)

尾虫目の虫体

その他の動物群

ヒトデ綱 (Asteroidea)

頭足綱 (Cephalopoda)

上腕形上目 (Decapodiformes)

硬骨魚綱 (Osteichthyes)

懸濁粒子 および 分類群不明

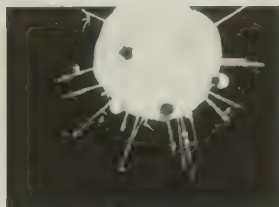
原生動物門 (Protozoa)

放散虫上綱 (Radiolaria)

フェオダリア綱 (Phaeodaria)

フェオスフェラ目? (Phaeosphaerida)

オーロスフェラ科? (Aulosphaeridae)

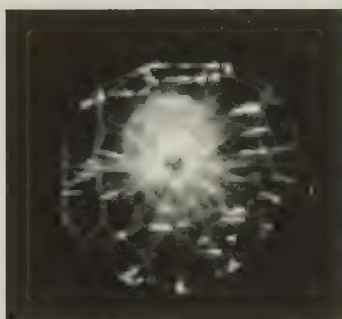
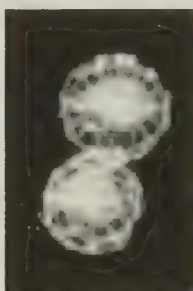


4mm

2003.7.24
St. JB1 水深384m

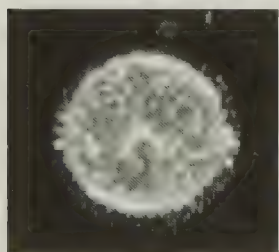
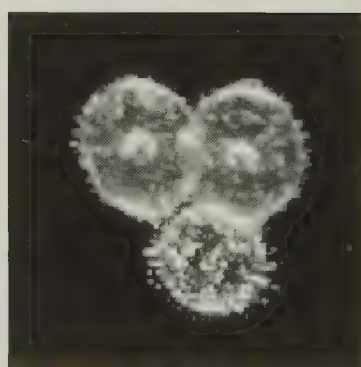
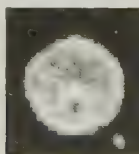
カノスフェラ科? (Cannosphaeridae?)

1mm

2004.6.29
St. A4 水深195m2003.7.23
St. OY2 水深378m

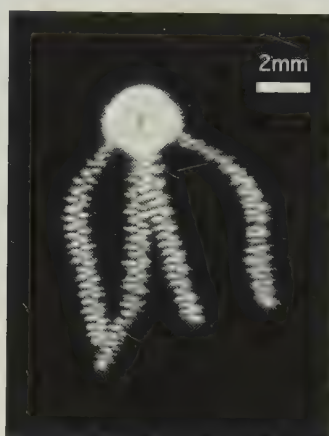
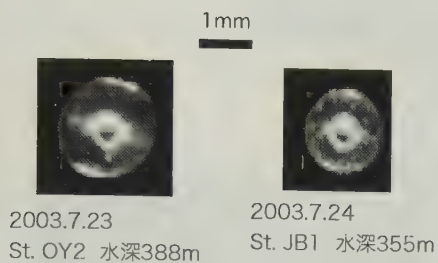
フェオスフェラ目? (Phaeosphaerida)

1mm

2003.7.23
St. OY2 水深435m2003.7.24
St. JB1 水深272m2003.7.24
St. JB1 水深496m2003.7.24
St. JB1 水深294m

放散虫上綱／ヒドロクラゲ綱

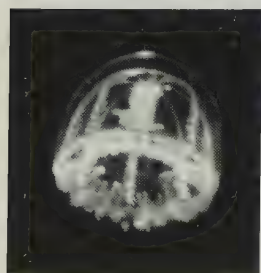
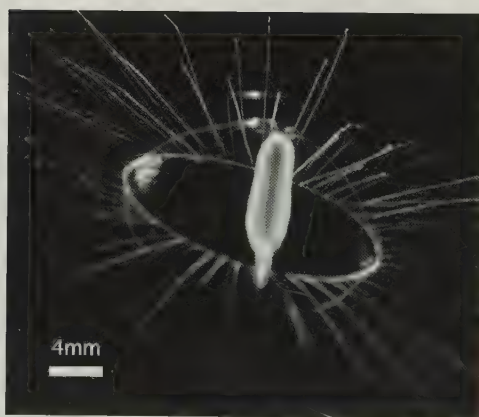
目以下不明の放散虫（フェオスフェラ目？）



刺胞動物門

ヒドロクラゲ綱

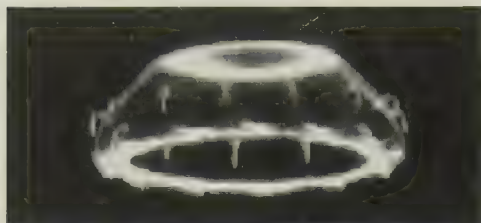
硬クラゲ目



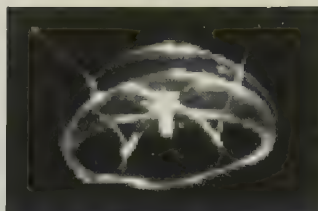
ヒドロクラゲ綱

剛クラゲ目

1mm



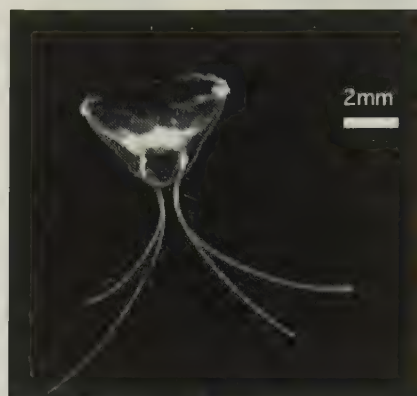
2003.7.21
St. OY1 水深498m



2003.7.21
St. OY1 水深328m



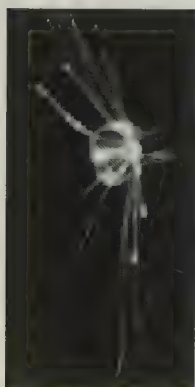
2003.7.21
St. OY1 水深500m



2003.7.21
St. OY1 水深481m

その他のヒドロクラゲ綱

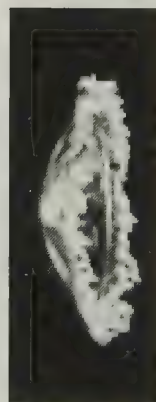
1mm



2003.7.21
St. OY1 水深500m



2003.7.25
St. JB1 水深 86m



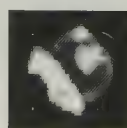
2003.7.21
St. OY1 水深501m



2003.7.21
St. OY1 水深496m



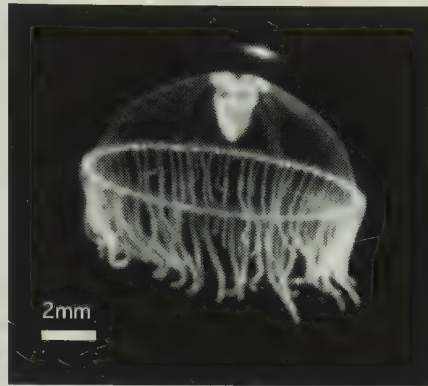
2004.6.29
St. A13 水深350m



2003.7.25
St. JB1 水深494m

ヒドロクラゲ綱

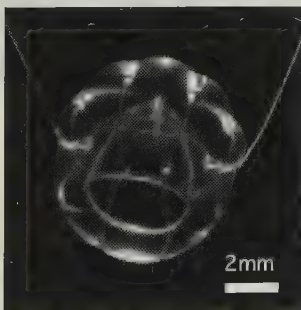
その他のヒドロクラゲ綱 続き



2003.7.25
St. JB1 水深481m

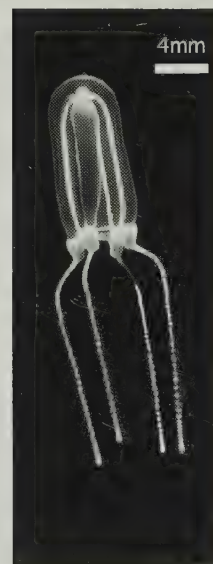


2003.7.25
St. JB1 水深191m



2004.7. 1
St. A4 水深 27m

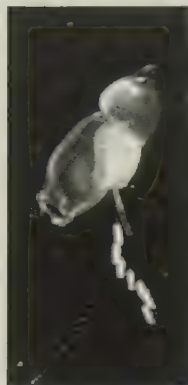
2004.6.29
St. A13 水深477m



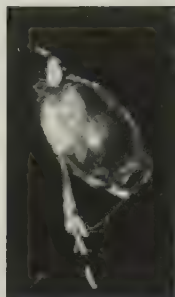
ヒドロクラゲ綱

管クラゲ目

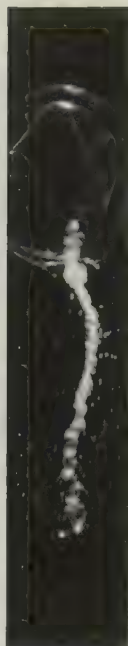
2mm



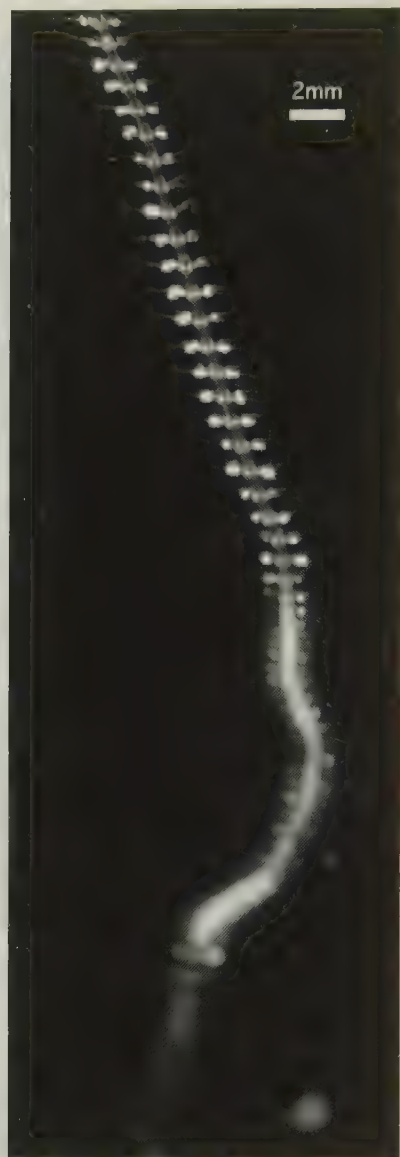
2003.7.21
St. OY1 水深498m



2003.7.21
St. OY1 水深495m



2004.6.29
St. A13 水深497m



2003.7.22
St. OY1 水深308m



2004.7.1
St. A4 水深486m

2mm



2003.7.24
St. OY2 水深 90m

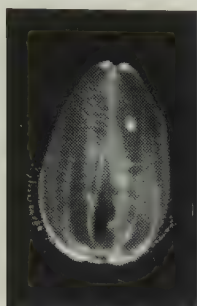
有触手綱

有櫛動物門

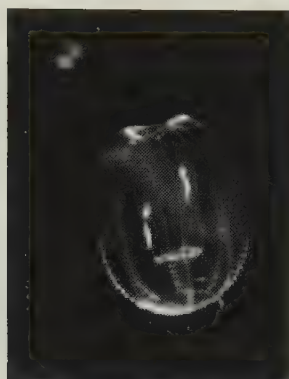
有触手綱

カプトクラゲ目

2mm



2003.7.23
St. OY2 水深268m



2004.7.1
St. A4 水深114m

フウセンクラゲ目

1mm



2003.7.25
St. JB1 水深361m



2003.7.25
St. JB1 水深438m



2003.7.23
St. OY2 水深494m



2003.7.25
St. JB1 水深 29m



2004.7.1
St. A4 水深491m



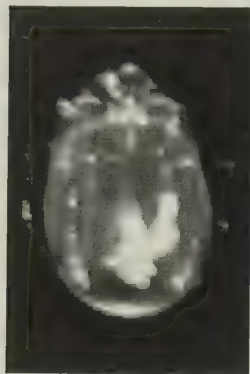
2003.7.21
St. OY1 水深499m

無触手網／有触手網

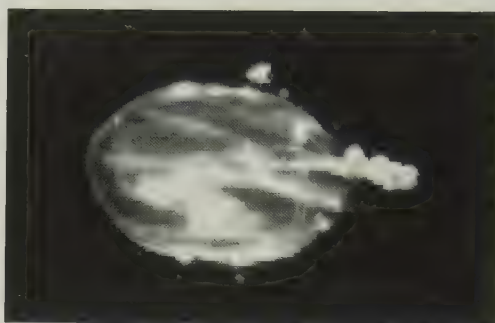
有触手網

その他 目以下不明

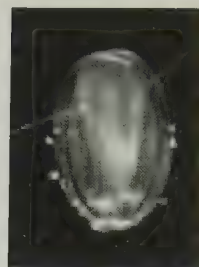
1mm



2003.7.21
St. OY1 水深371m



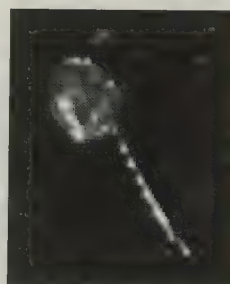
2003.7.25
St. JB1 水深238m



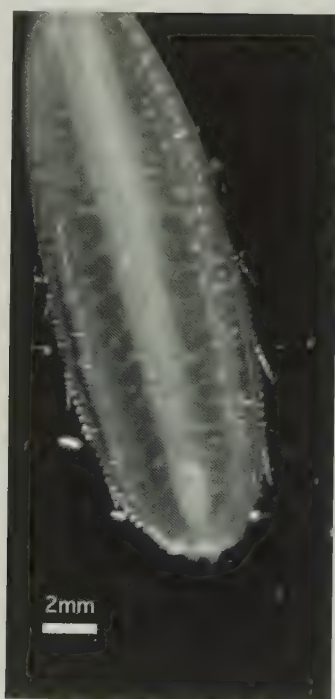
2003.7.21
St. OY1 水深503m

無触手網

ウリクラゲ目



2003.7.23
St. OY2 水深 35m



2004.6.29
St. A13 水深 26m

軟体動物門

腹足綱／多毛綱

腹足綱

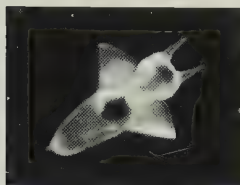
有殻翼足目 2mm



2004.7.1
St. A4 水深 93m

裸殻翼足目

ハダカカメガイ科 4mm



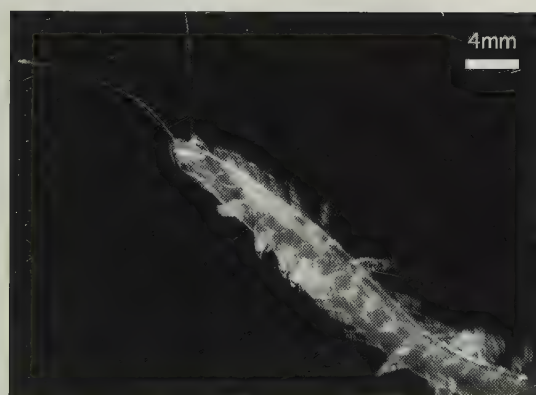
2004.6.28
St. A13 水深491m



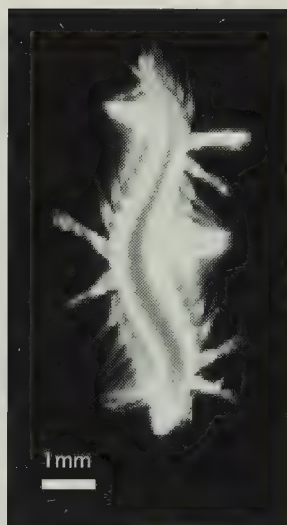
2003.7.25
St. JB1 水深483m

環形動物門

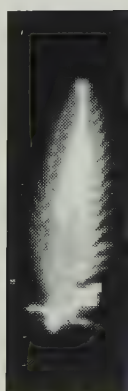
多毛綱



2007.7.1
St. A4 水深483m

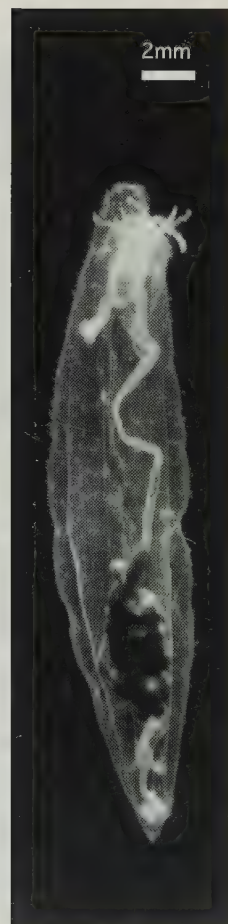


2007.7.2
St. A4W 水深490m



1mm

2003.7.25
St. JB1 水深105m

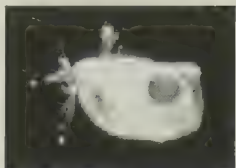


2004.6.30
St. A4 水深398m

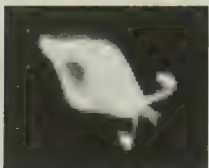
介形亜綱／カイアシ亜綱

節足動物門

介形亜綱 1mm



2003.7.21
St. OY1 水深468m



2003.7.21
St. OY1 水深483m



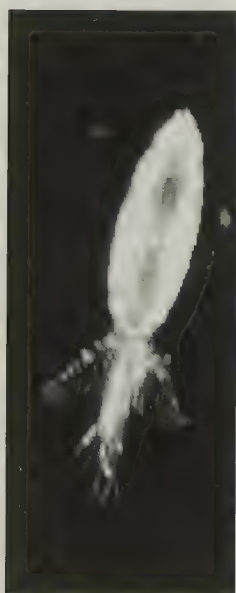
2003.7.21
St. OY1 水深500m

カイアシ亜綱

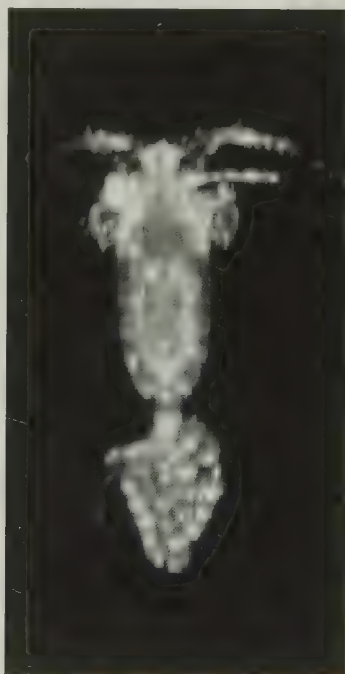
カラヌス目

ユウキータ科 (Euchaetidae)

Paraeuchaeta sp. ? 1mm



2004.6.29
St. A13 水深392m



2004.7.1
St. A4 水深469m



2004.7.1
St. A4 水深253m



2003.7.20
St. OY1 水深396m

カイアシ亜綱

カラヌス目

ユウカラヌス科 (Eucalanidae)

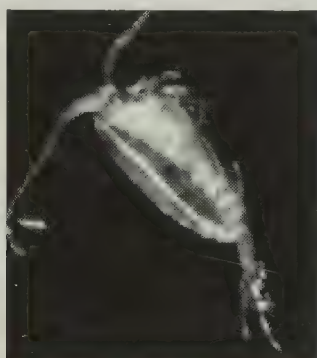
Eucalanus bungi ? 1mm



2003.7.25
St. JB1 水深365m

カラヌス科 (Calanidae)

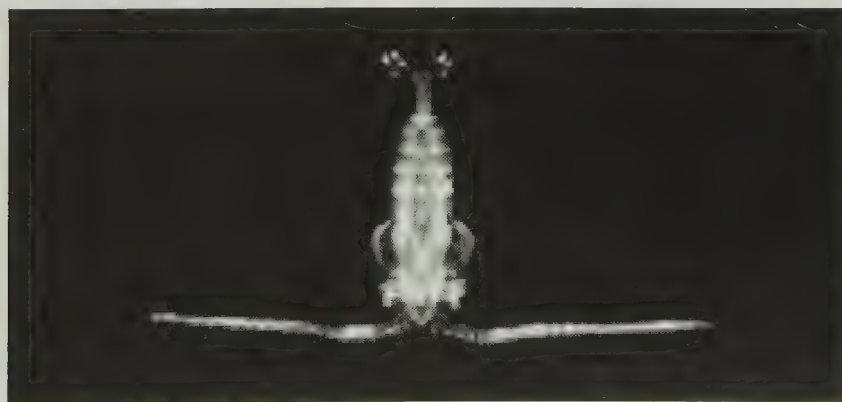
Neocalanus sp. ? 1mm



2004.7.1 VPR22
St. A4 水深 17m



2004.6.29
St. A13 水深503m



2004.6.30
St. A4 水深495r

カラヌス科 (Calanidae)

Neocalanus cristatus ?

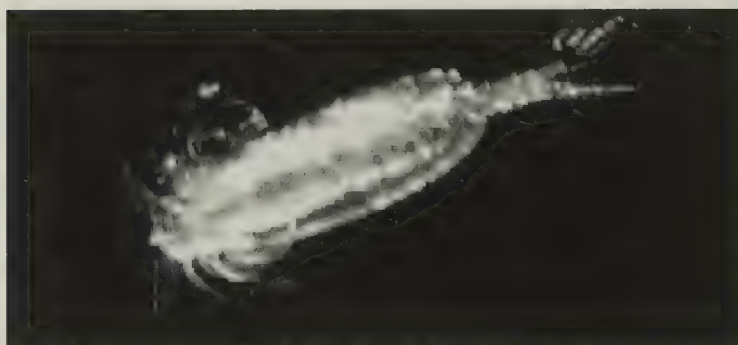
1mm



2004.7.1 VPR22
St. A4 水深 27m



2003.7.25
St. JB1 水深283m



2004.6.29
St. A13 水深503m

メトリディア科 (Metridiidae)

Metridia sp. ?

1mm



2003.7.23
St. OY2 水深487m



2003.7.23
St. OY2 水深484m



2003.7.23
St. OY2 水深420m



2003.7.20
St. OY1 水深484m

軟甲綱

軟甲綱

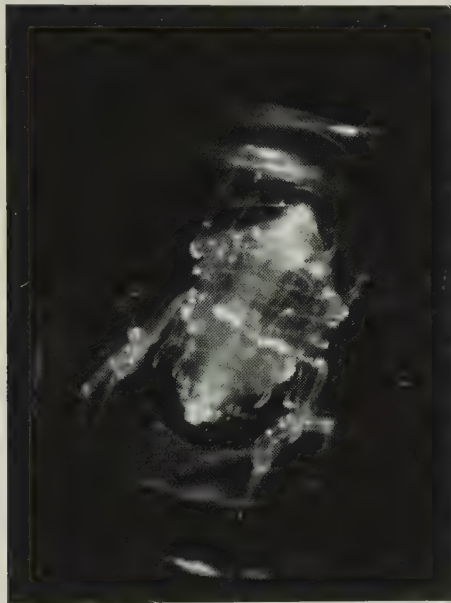
アミ目



2003.7.24
St. OY2 水深495m

端脚目

タルマワシ科 (Phronimidae)



2mm
2004.6.30
St. A4 水深313m

その他 科以下が不明

2mm



2003.7.23
St. OY2 水深359m



2003.7.23
St. OY2 水深401

オキアミ目

Euphausia sp. 

2003.7.21
St. OY1 水深318m



2003.7.21
St. OY1 水深226m



2003.7.25
St. JB1 水深220m



2003.7.22
St. OY1 水深215m

毛顎動物門

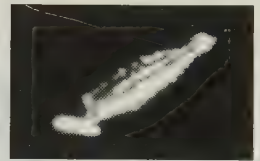
2mm



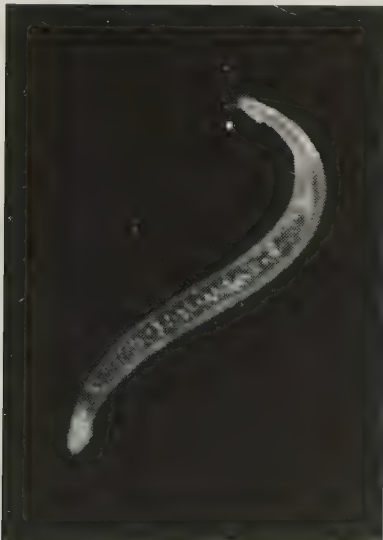
2003.7.21
St. OY1 水深328m



2003.7.21
St. OY1 水深296m



2003.7.23
St. OY2 水深259m



2003.7.23
St. OY2 水深389m



2003.7.21
St. OY1 水深500m

脊索動物門

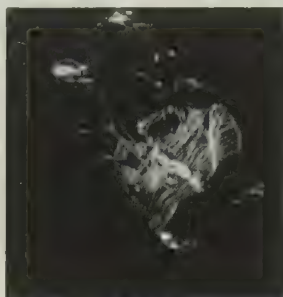
被囊動物亜門

タリア綱

筋帯亜綱

ウミタル目

2mm



2003.7.21
St. OY1 水深500m



2003.7.21
St. OY1 水深487m



2003.7.21
St. OY1 水深483m



2003.6.28
St. A13 水深181m

2mm



2003.7.21
St. OY1 水深502m



2003.7.21
St. OY1 水深489m



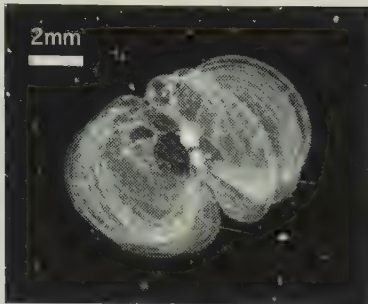
2003.7.21
St. OY1 水深482m

尾虫綱

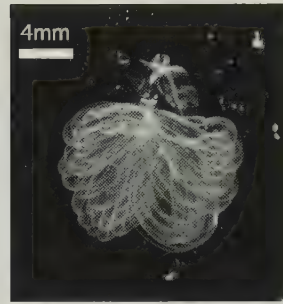
尾虫綱

尾虫目

サイズチボヤ科 (Fritillaridae)



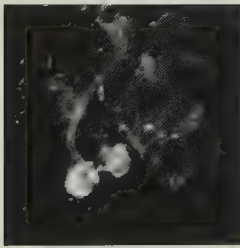
2003.7.24
St. OY2 水深459m



2003.7.23
St. OY2 水深507m

尾虫目の虫体

2mm



2003.7.21
St. OY1 水深330m



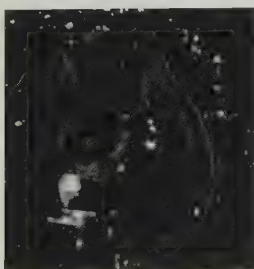
2003.7.21
St. OY1 水深501m



2003.7.21
St. OY1 水深505m

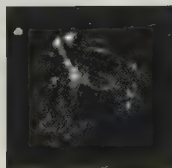
尾虫目？

4mm



2003.7.20
St. OY1 水深249m

2mm

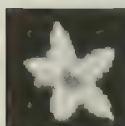


2003.7.25
St. JB1 水深390m

その他の動物群

ヒトデ綱

1mm



2003.7.20
St. OY1 水深409m

頭足綱

十腕形上目

2mm



2004.7.1
St. A4 水深421m

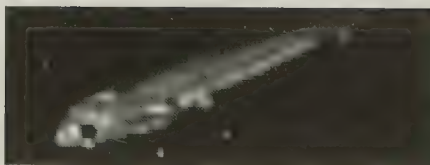
4mm



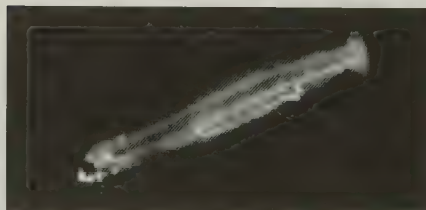
2003.7.22
St. OY1 水深365m

硬骨魚綱

1mm



2003.7.23
St. OY2 水深 54m



2003.7.23
St. OY2 水深 6m

懸濁粒子

画像は全てSt.OY2 (2003.7.23) で記録されたもの

1mm



水深 77m



水深 81m



水深 99m



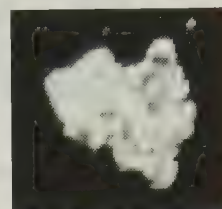
水深134m



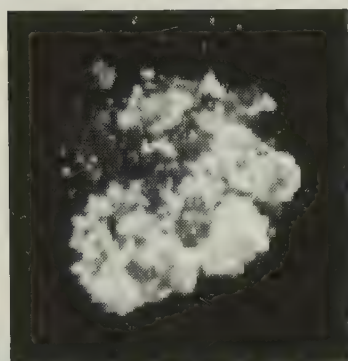
水深149m



水深138m



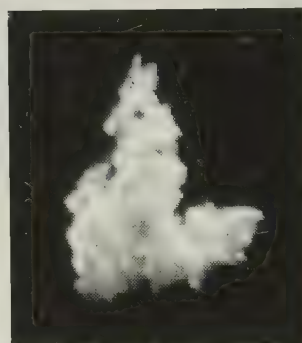
水深152m



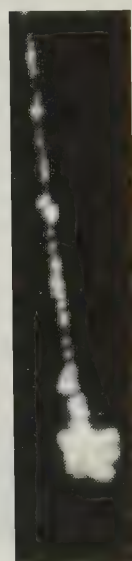
水深168m



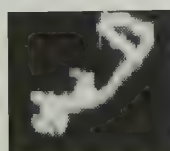
水深199m



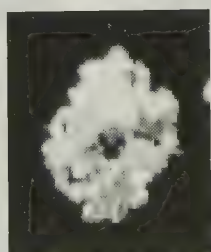
水深339m



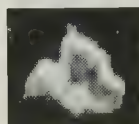
水深399m



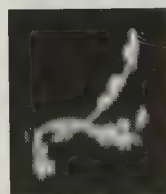
水深397m



水深400m



水深414m



水深445m



水深402m



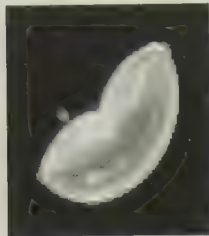
水深490m



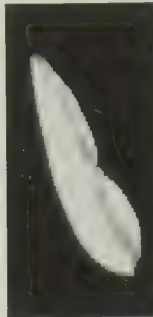
水深495m

分類群不明 ネット採集試料からは確認できなかったが、VPRでは全測点で記録された。
例えばSt.OY1のVPR7 (2003.7.21) で約2個体/m³出現 (25-500m平均)。

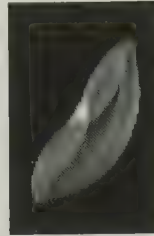
St.OY1 (2003.7.21) で記録



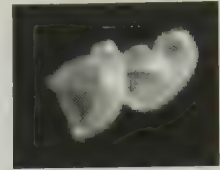
水深 482m



水深 481m

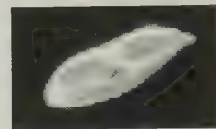


水深 500m



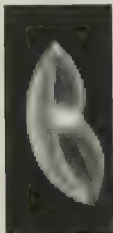
水深 508m

1mm

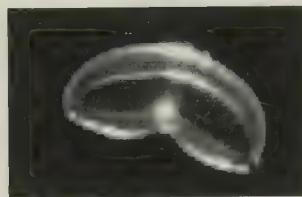


水深 473m

St.OY2 (2003.7.23) で記録



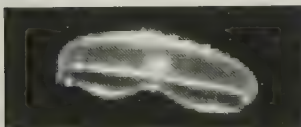
水深 491m



水深 489m

1mm

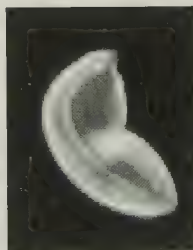
St.JB1 (2003.7.25) で記録



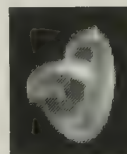
水深 432m



水深 493m

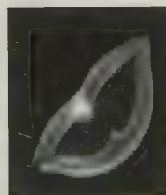


水深 495m



水深 496m

1mm



水深 333m

水深 492m



マアナゴ (*Conger myriaster*) 葉形仔魚の 沿岸域への回遊機構に関する研究^{*1}

黒木洋明^{*2}

Study on the inshore migration mechanism of *Conger myriaster* leptocephali

Hiroaki KUROGI

Abstract *Conger myriaster* is an important commercial fish species in Japan, Korea and China. The larvae have only been caught in shallow coastal areas, and most of them are large individuals (80-130 mm TL) at the late leptocephalus or metamorphic stage. Because of the lack of information on distributional ecology of small leptocephali, recruitment mechanism of *C. myriaster* has been a mystery in spite of many catches of large leptocephali in coastal areas. Because mature individuals have not been collected from inshore waters to continental slope where commercial fishing takes place, the spawning ground has been presumed to be in deeper offshore waters. The early life history of *C. myriaster* from spawning in offshore waters to their inshore migration remains unknown.

The distributional pattern of leptocephali in the genus *Conger* was investigated around the Kuroshio, the Kuroshio Extension in the East China Sea and the western North Pacific in order to determine the inshore migration pattern of *C. myriaster* leptocephali. *Conger* leptocephali were collected along the Kuroshio, extended southerly to latitude 26° N near the Ryukyu Islands and northerly to 38° N of the Kuroshio-Oyashio transitional zone. The leptocephali were mainly caught in the mainstream and inshore side of the Kuroshio in areas south and north of latitude 29° N, respectively. Two types of *C. myriaster* leptocephali were recognized in a total of 211 leptocephali. External pigmentary features indicated 79 individuals were *C. myriaster* (Type A), most of which were larger than 80 mm in total length (TL) and caught at low water temperature (<16°C). Most of non-type A leptocephali (N=132) were smaller than 80 mm TL and caught at higher water temperature (16-26°C), and 89.3% of randomly subsampled individuals (N=25) were identified as *C. myriaster* based on mitochondrial DNA analyses (Type B). Thus, *C. myriaster* was estimated to occupy approximately 90% of the *Conger* leptocephali collected in this study. Negative relationships between TL and water temperature indicated that the inshore migration of *C. myriaster* leptocephali occurred along the thermal gradient from warm offshore Kuroshio areas (20-26°C) to colder coastal areas (<16°C) with their growth; however, the mechanism of the inshore migration is still unclear. Generally, there is a negative relationship between temperature and density of sea water; therefore, the leptocephali should experience increasing environmental density during their inshore migration. It is not known whether the leptocephali, which are devoid of a swim bladder, regulate buoyancy. To examine the presence of buoyancy regulation of the leptocephali, the body density of live leptocephali caught from cold coastal areas in which sigma-t ranged from 25 to

2007年12月17日受理 (Received on December 17, 2007)

^{*1}九州大学審査学位論文 (掲載に際し投稿規定に沿って一部修正した)

^{*2}中央水産研究所浅海増殖部 〒238-0316 神奈川県横須賀市長井 6-31-1 (Coastal Fisheries and Aquaculture Division, National Research Institute of Fisheries Science, Yokosuka, Kanagawa 238-0316, Japan)

26 (13-15°C) were measured. Repetitive measurements of the same specimens (N=10) revealed that the mean body relative density was higher in the day (1.029) than in the night (1.026), indicating that the leptocephali actively regulate the body density diurnally. The body density of leptocephali at mid-night ranged from 1.025 to 1.028, and larger individuals had a higher density, indicating the increase in the body density with the body growth. The body density of the leptocephali is ascertained to be lower in the offshore areas before migration than in the coastal areas because sea water density in upper layer of the offshore Kuroshio in which the leptocephali maintain neutral buoyancy ranging from 1.023 to 1.024. Therefore, the leptocephali are considered to increase the body density through the inshore migration process. The ability of the larvae to regulate body density is important in controlling their migration from warm to cold water areas because of a negative relationship between seawater density and temperature. The findings of the present study suggest a hypothetical pathway of the migration in which the larvae vertically migrate into deeper depths to approach coastal areas. Simulations of larval dispersal or retention by hydrodynamic models should incorporate the information on larval body density fluctuation.

Key words: *Conger myriaster*, leptocephali, mtDNA, Kuroshio, inshore migration

目 次

緒 言

第1章 *Conger* 属葉形仔魚の分類学的再検討

- 1 外部形態による *Conger* 属葉形仔魚のタイプ分け
- 2 分子生物学的手法による *Conger* 属葉形仔魚の種判別
 - 2-1 ミトコンドリアDNA塩基配列による *Conger* 属成魚4種のライブラリー作成
 - 2-2 ミトコンドリアDNA塩基配列による *Conger* 属葉形仔魚の種判別

第2章 *Conger* 属葉形仔魚の沖合域での分布生態

マアナゴ葉形仔魚の沖合・外洋域における分布

第3章 マアナゴ葉形仔魚の沿岸浅海域への出現様式

第4章 葉形仔魚の体成長

第5章 葉形仔魚耳石の微細構造と微量元素分布

- 1 マアナゴ葉形仔魚の耳石微細構造
- 2 耳石微細構造に対応した微量元素の変動

第6章 葉形仔魚の変態開始条件

- 1 内的要因による葉形仔魚の変態開始の把握
- 2 飼育実験開始時点で内的要因により変態開始が誘導されている個体を判別する指標の検討
- 3 内的要因により変態開始が誘導された葉形仔魚の核酸比
- 4 東京湾における変態開始海域

第7章 葉形仔魚の接岸回遊における能動的輸送機構

- 1 比重測定
- 2 遊泳速度測定

第8章 総合論議

- 1 葉形仔魚の接岸回遊機構とマアナゴ成魚分布域
- 2 マアナゴ葉形仔魚の沿岸域への来遊量予測の可能性
- 3 国際資源としてのマアナゴの管理

謝 辞

引用文献

マアナゴ (*Conger myriaster* Brevoort) は日本沿岸のほぼ全域および朝鮮半島沿岸、黄海、東シナ海に広く分布し (Fig.1)、日本、韓国および中国においては重要な水産資源として底びき網漁業、かご漁業などの漁獲対象となっている。日本国内では、仙台湾、東京湾、伊勢・三河湾、瀬戸内海の各海域で漁獲量、生産額ともに上位を占め、特に内湾域で高い漁業生産をあげている (望岡, 東海, 2001)。本種の主な分布域は沿岸浅海域とされるが (波戸岡, 1993)、陸棚縁辺から大陸斜面域で操業する沖合底びき網等でも漁獲されており、水深800mを超える深海からも採集記録があることから (町田, 1984; 時村, 山田, 2001)、鉛直方向にも広い分布域を持つ種といえる。このように浅海域から沖合にかけての広い範囲で多くの漁獲が行われているにも関わらず、これまで成熟した生殖腺をもつ個体は全く得られていないことから、少なくとも、マアナゴの主要な漁場となっている沿岸浅海域から大陸棚にかけての海域には産卵場は無いものと考えられる。産卵場に関しては、本邦の南方とする説が主流であり、南西諸島近海の深海 (高井, 1959)、亜熱帯収斂線以南の黒潮水域またはその支流 (落合, 田中, 1986)、東シナ海の北緯26度から30度までの陸棚縁辺部付近 (時村, 山田, 2001) などの説があるが、生態的に直接的な証拠は今のところ得られていない。最近では、木村 (2003) および Kimura *et al.* (2004) が、分子系統学的手法を用いたマアナゴの集団構造解析に基づき、複数の産卵集団が各漁場の地先の深場に存在するとする説を提案している。また、Mochioka *et al.* (1988) は駿河湾から1個体の本種の前葉形仔魚 (全

長16mm) を報告し、駿河湾の近くに産卵場の一つが存在する可能性を示唆した。しかし、漁場の地先に産卵場が存在するとすれば様々なサイズの仔魚が沿岸域の近くに分布していてもよいが、小型の仔魚が採集された例は駿河湾の1個体の他には無く、沿岸近くに産卵場があるという説もそれを積極的に支持する生態的証拠は今のところ得られていない。以上のようにマアナゴの産卵場については諸説様々であるが、直接的な証拠が無く、いつどこでマアナゴの産卵が行われているのか全くの謎となっている。

マアナゴは、乱獲に強い魚種であると考えられていたが、近年、漁獲努力量の増加にもかかわらず漁獲量の減少傾向が見られるようになってきたことから (清水, 1996; 清水, 2003)、主要な漁場をかかえる各県で漁獲物全長制限を中心とした資源管理の取り組みが行われるようになってきた (望岡, 東海, 2001)。伊勢・三河湾においては、マアナゴは水産庁の主導する資源回復計画の対象種に指定され、的確な資源評価を行うための調査研究が始まっている (黒木ら, 2004)。マアナゴの漁獲量は長期的にも短期的にも大きく変動するため (Fig.2)、より高度な資源管理を行うためには加入量予測技術の開発が必要となっており、本種の資源加入前の葉形仔魚期の生態が注目されている (望岡, 東海, 2001)。マアナゴの葉形仔魚は、春季に突如として沿岸浅海域に現れるが、そのサイズは全長約80-130mmと仔魚としては極めて大きく、変態直前から変態期の段階である (望岡, 2001)。産卵場は少なくとも沿岸域には存在しないことから、全長80mm以下のマアナゴ葉形仔魚の大部分は、沿岸域ではなく沖合に分布すると考えられ、沖合から生育場である浅海域へと接岸回遊しているものと考えられる。伊勢・三河湾においては、船びき網によるマアナゴ葉形仔魚の混獲量

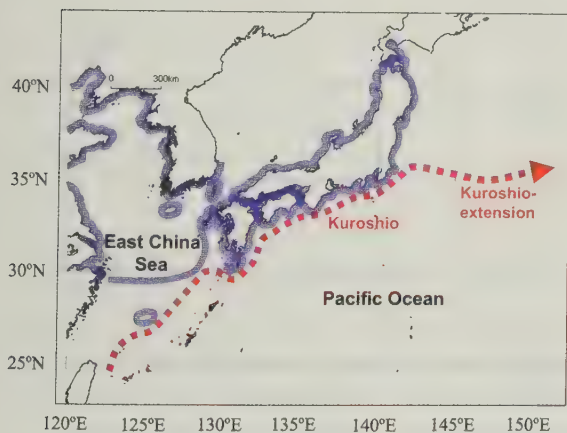


Fig. 1. Distribution of *Conger myriaster* in the western Pacific. *C. myriaster* is widely distributed in East Asia. Although many larvae and adults are caught commercially, mature individuals have not been captured.

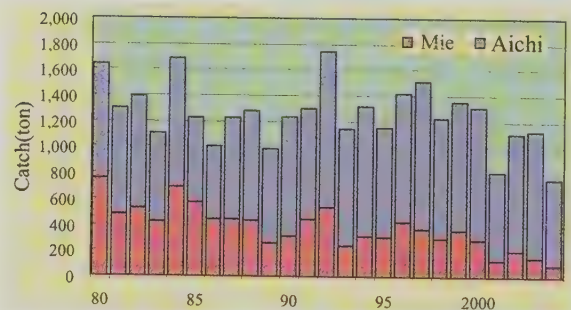


Fig. 2. Annual yields of *Conger myriaster* in Ise-Mikawa Bay (Mie and Aichi prefecture) from 1980 to 2004.

と翌年のマアナゴ漁獲量との間には正の相関関係が認められていることから(黒木ら, 2004)、加入量の変動には葉形仔魚の沿岸への輸送量が影響する可能性が高い。葉形仔魚の沿岸域への接岸回遊の過程では、海流などの海洋物理的な諸要因や、飢餓や捕食による初期減耗などの生物学的な要因が回遊に影響する可能性が想定されるが、初期生活史の大部分が不明であることから、現時点では葉形仔魚の来遊量の予測は困難である。

資源変動の予測を可能とするためには、卵・稚仔の輸送のメカニズムを明らかにすることが必要であり、水産海洋学での最重要課題とされてきた。従来は、生物を受動的な粒子とみなし、流れの状況から生物の輸送パターンを類推する「漂流型」の輸送研究が主体であったが、最近では、海流等の物理過程に何らかの生物過程が介在することによって生物が流れのままには輸送されない「滞留型」あるいは「選択的輸送型」の輸送機構の研究に重点が移りつつある(中田, 1994)。魚類を中心とした海洋生物の幼生が産卵場から成育場に確実に到達するには、海流等で輸送されることを前提とした生き残り戦略が常に存在しているはずであり、生物の能動的・生理的な条件を組み入れた生き残り戦略のモデル化が重要とされる(木村, 2005)。マアナゴの場合でも、その葉形仔魚が「決まった時季に一定のサイズより大きくなってから沿岸域に現れる」という現象を説明するには、なんらかの能動的なメカニズムの存在が必要と考えられる。

そこで本論文では、マアナゴ葉形仔魚が沖合から沿岸域に来遊し変態を開始するまでの接岸回遊の機構を主に生態的な側面から解明し、生物輸送に関わる海流等の物理的要因にマアナゴ葉形仔魚の特有の生物過程がどのように関わるのか把握することによって、漁況予測を可能とする具体的な知見を得ることを目的とする。まず第1章ではマアナゴの仔魚の分類学的な問題点を整理し、従来用いられている外部形態による方法に加え分子生物学的な手法も取り入れて、仔魚の同定法を確立する。第2章では、沖合・外洋域で採集される*Conger*属葉形仔魚の中には、第1章で確立した同定法を用いるとマアナゴが相当数含まれることを示し、沖合・外洋域でのマアナゴ仔魚の分布特性を明らかにする。第3章では、仔魚の沿岸域への出現時期と沿岸水温の関係から沿岸域に出現するパターンを抽出し、沖合での分布特性とあわせて接岸回遊のプロセスを概観する。第4章ではマアナゴ仔魚の全長・体重関係をアロメトリー式から解析し、接岸回遊のプロセスに対応した成長パターンを持つことを示す。第5章では、仔魚の耳石微細構造を記載し、第1～4章までの

結果で示された沖合から沿岸域に来遊し変態を開始するまでのプロセスが耳石の構造に対応している可能性を示す。第6章では、接岸回遊の最終段階で起こる「変態」がどのような条件で開始するのか飼育実験から示し、その結果を実際のフィールドに適用することによってマアナゴ仔魚が接岸回遊を行う戦略について論議する。第7章では、マアナゴ仔魚の体比重と遊泳速度を実験的に調べ、その結果に第2章、第3章のフィールドでの観測結果をあわせて、マアナゴ仔魚の沿岸域への来遊経路とその機構を明らかにする。第8章の総合論議では、第1～7章の結果を基に、本研究の結果を漁況予測に結び付けていく方法と資源管理の方向性について議論する。

第1章 *Conger* 属葉形仔魚の分類学的再検討

マアナゴ *Conger myriaster* はウナギ目アナゴ科クロアナゴ亜科クロアナゴ属に属し、日本、韓国、中国に分布する。日本におけるクロアナゴ属(以下*Conger*属とする)魚類の成魚は、マアナゴ *Conger myriaster*、クロアナゴ *Conger japonicus*、キリアナゴ *Conger cinereus*、ダイナンアナゴ *Conger erebennus* の4種が知られている(波戸岡, 1993)。*Conger*属の葉形仔魚は、柳葉状の中庸な体型と黒色素胞を有する直線状の消化管をもち、総筋節数が138-149、最終垂直血管の筋節上の位置が50-58であることから、他の葉形仔魚と容易に識別できる(多部田, 望岡, 1988)。マアナゴの葉形仔魚は、体側正中線に沿って体前半部から一列に並ぶ黒色素胞によって*Conger*属の他種と容易に区別することが可能であり、体側の黒色素胞が体後半部に限られるか無いものは、クロアナゴと同定される(多部田, 望岡, 1988)。キリアナゴとダイナンアナゴの葉形仔魚は知られていない。

黒色素胞の沈着状態は多くの仔魚の種同定の重要な形質とされており(沖山, 1979)、前述のように*Conger*属の分類においても体側の黒色素胞の有無が検索の重要なkeyとなっている(多部田, 望岡, 1988)。しかし、記載に用いられたマアナゴ葉形仔魚は沿岸域で採集されたものであり、そのサイズは概ね全長80-130mmの伸長期後期のものである(多部田, 望岡, 1988)。本種の小型の仔魚は、1個体の前葉形仔魚(全長16mm)が駿河湾から報告されているが(Mochioka *et al.*, 1988)、単発的な出現例で、全長80mm以下のマアナゴ仔魚の分布域は基本的には不明であることから、現時点での記載が小型のマアナゴ仔魚にも当てはまるものなのか再検討が必要と考えられる。

本章では、*Conger* 属葉形仔魚の黒色素胞の発現パターンに着目して分類形質としての妥当性を再検討するとともに、分子生物学的な手法を併せて用いることにより、マアナゴ仔魚の同定法を確立する。

1 外部形態による *Conger* 属葉形仔魚のタイプ分け

材料と方法

供試魚

供試魚とした*Conger* 属葉形仔魚は、Table 1- 1 に示すとおり、沿岸域（熊本県八代海）において竹波瀬網（小型の定置網）の漁獲物から得られた13個体、東シナ海および太平洋の黒潮流域から黒潮続流域にいたる沖合・外洋域において調査船によるネット採集により得られた25個体（詳細は第 2 章参照）の計38個体である。採集した葉形仔魚は計数形質の測定を行い、多部田、望岡（1988）に従ってアナゴ科クロアナゴ亜科のうち、総筋節数が138-149、最終垂直血管の筋節上の位置が50-58の範囲にあるものを*Conger* 属の葉形仔魚とした。

結 果

Conger 属葉形仔魚の色素胞出現パターンによるタイプ分け

供試魚の体側正中線に沿った黒色素胞の分布パターンをFig.1- 1 に示した。この図に示されるように材料としたTable 1- 1 の*Conger* 属葉形仔魚は次の 3 型に分類された。

a. 体側正中線に沿う黒色素胞は体の前方よりみられ、

- 密にみられ一列をなすもの（a- 1）と、その数は少なく、体前方には数個しかみられないもの（a- 2）に細分された。
- b. 体側正中線に沿う黒色素胞は全体に少なく、体前方には片側に 1 個しかみられない。
- c. 体側正中線に沿う黒色素胞は体前方にはみられず、体後方にみられるもの（c- 1）と肛門後方に限られるもの（c- 2）に細分された。

多部田・望岡（1988）に従うと、（a- 1）と（a- 2）がマアナゴ *Conger myriaster*、（c- 1）と（c- 2）がクロアナゴ *Conger japonicus* と同定されるが、（b）のように両者の中間的な形質をもつ個体が存在することが明らかとなった。

2 分子生物学的手法による *Conger* 属葉形仔魚の種判別

2- 1 ミトコンドリアDNA塩基配列による *Conger* 属成魚 4 種のライブラリー作成

材料と方法

日本産*Conger* 属 4 種の塩基配列ライブラリーを作成するため、東京湾、相模湾、八丈島、小笠原諸島父島、宮崎県日向灘、沖縄県石垣島で採集された成魚（Table 1- 2）を用いた。

これら成魚の筋肉組織約25mg をQIAamp DNA Tissue KitまたはQIAamp DNA Mini Kit（QIAGEN社製）を用いて全DNAを得た。全DNAに対してプライマー A（5'-GGTCCWRCCTGCCCAGTGA- 3'）および

Table 1-1. List of *Conger* leptocephali used for morphological observation and DNA sequence analyses in this study.

Catch location		Catch date	No. of individuals	TL(mm) range
Coastal area	Yatsushiro Bay	17 Mar. 1998	13	86.6-118.2
	29°10'-30°59'N, 129°00'E	Nov. 27, 1999~Nov. 29	3	53.5-63.1
East China Sea	30°30'-31°29'N, 126°59'E-127°29'E	Nov. 11, 2000~Nov. 18	2	57.8-63.6
	27°30'-29°00'N, 126°33'E-127°30'E	Nov. 23, 2000~Nov. 27	11	45.8-83.5
	27°30'-29°00'N, 126°34'E-127°35'E	Jan. 15, 2002~Jan. 16	3	66.0-75.8
Kuroshio-area	32°20'N, 132°10'E	Dec. 3, 1999	1	69.2
	32°24'-34°21'N, 132°15'E-137°24'E	Jan. 19, 2002~Jan. 23	2	66.0-75.8
	34°00'N, 135°00'E	Jan. 24, 2003	1	75.3
Kuroshio -extention are	35°30'-36°00'N, 141°00'-142°00'E	Jan. 11, 2002~Jan. 14	2	71.5-76.1

プライマー B
(5'-CCGGTCTGRACYAGATCACGT-3')

を用いてPCR法によりミトコンドリアDNA (以下mtDNAとよぶ) の16SrRNA (以下16Sとよぶ) の後半部分を増幅した。PCR反応にはTakara EX Taqを用い、テンプレートには抽出したDNAを4-8 μℓを用いた。反応は94℃ で1分の加熱をした後、94℃ で30秒、50℃ で30秒、72℃ で90秒の過程を30回繰り返して行い、その後72℃ で6分の反応を行った。増幅した16Sの後半部分に相同なPCR産物は、QIAquick PCR Purification Kit (QIAGEN社製) により精製した。

精製したDNA断片はDNA Sequencing Kit (BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit :

Applied Biosystems 社製) によりサイクルシーケンスを行った。ラベリングしたDNA断片は、ABI/Prism 377 Autosequencerあるいは3100 Genetic Analyser により解析を行い、5'、3'両末端から塩基配列を決定した。

マアナゴ*Conger myriaster* の塩基配列については、Inoue *et al.* (2001) によるmtDNA全塩基配列のデータも参考とした。

結 果

Conger 属 4 種のmtDNA 16SrRNA領域約550bpの塩基配列をFig.1- 2 に示す。本領域には種内変異はみられず、種間変異は3~15%であり、DNAによる種同定に適切な領域と判断された。

2-2 ミトコンドリアDNA塩基配列による*Conger* 属葉形仔魚の種判別

材料と方法

供試魚は、前節で体側の黒色素胞の沈着状態によって分類された3タイプの*Conger* 属葉形仔魚38個体である (Table 1- 1)。また、DNAの抽出・増幅方法および塩基配列の決定方法は、前述の成魚ライブラリーの作成と同様である。

結 果

Fig. 1-1. Melanophore distributions on the lateral midline of three types of leptoccephali of genus *Conger*.

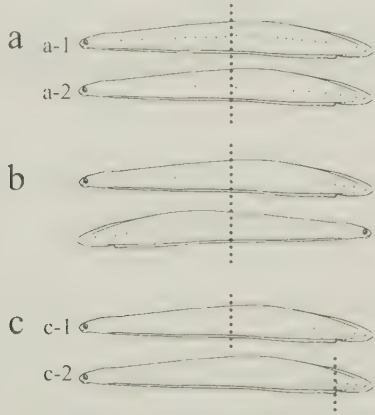


Table 1-2. List of adult *Conger* fishes used for making library of mitochondrial DNA sequences in this study.

Species	Catch date	Catch location	No. of individuals	TL(mm) range
<i>Conger myriaster</i>	Oct. 17, 2004	Sagami Bay	4	36.7-55.4
<i>Conger japonicus</i>	Jan. 31, 1998	Hyuga-nada Sea	2	unknown
<i>Conger japonicus</i>	Mar. 24, 1998	Hyuga-nada Sea	1	unknown
<i>Conger japonicus</i>	Nov. 14, 2003	Sagami Bay	1	78.3
<i>Conger japonicus</i>	Oct. 17, 2004	Sagami Bay	1	59.7
<i>Conger erebennus</i>	Feb. 17, 2000	Tokyo Bay	2	83.8-118.2
<i>Conger erebennus</i>	Apr. 16, 2000	Tokyo Bay	3	81.6-94.0
<i>Conger erebennus</i>	Oct. 10, 2004	Sagami Bay	3	106.5-117.5
<i>Conger erebennus</i>	Oct. 15, 2004	Sagami Bay	4	84.0-120.5
<i>Conger erebennus</i>	Oct. 17, 2004	Sagami Bay	2	84.5-113.5
<i>Conger erebennus</i>	Oct. 18, 2004	Sagami Bay	4	95.7-108.5
<i>Conger erebennus</i>	May 25, 2004	Ogasawara Is.	1	159.2
<i>Conger erebennus</i>	May 25, 2004	Hachijo Is.	1	135.8
<i>Conger cinereus</i>	1999	Ishigaki Is.	2	unknown



Fig. 1-2. Mitochondrial DNA sequence of approximately 550 bps containing the 16S ribosomal RNA region of four *Conger* species around Japan.

CGCGGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCGTAATCACCTGTCTTTTAAATA
AAGACCTGTATGAATGGCAAGACGAGGGTTTACTGTCTCCTCCCCCAG
TCAATGAAATTGATCTACCCGTGCAGAAGCGGGTATAAAACATAAGACG
AGAAGACCCATATGGAGCTTTAGGCACACATCAAATATGTAAAAACCAAA
TCTTCCAAATAGGCCTAAAAAATGAGAAAAACAAGTATTATGATTAATT
GCCTTCGGTTGGGGCGACCCAGGGGAAAAATAAACCCCCACATGGAATG
GGTAAATATATCTAAGCCAAGAAAAACAATTCTAAGCAACAAAATTTT
GACCAATAAACGACCCAGGGATAACATCCCTGAGCAATGAACCAAGTTAC
CCTAGGGATAACAGCGCAATCTTTCCAGAGCCCATATCAACGAAAGGG
TTTACGACCTCGATGTTGGATCAGGGATCTAACGGTGACGCCGTGTT
AAGGGTTCGTTTGTTCACGATTAATAGCCCT

Fig. 1-3. Mitochondrial DNA sequence of 532 bps containing the 16S ribosomal RNA region of the three types of leptocephali of genus *Conger* (see Fig. 1-1), which had a sequence homologous to that of the adult *Conger myriaster*.

3 タイプの*Conger* 属葉形仔魚のmtDNA 16SrRNA 領域約550bpの塩基配列をFig.1- 3 に示す。体側正中線に沿う黒色素胞の状態によって分類された3 タイプは全て同一の配列を有し、マアナゴの塩基配列と一致した。すなわち、マアナゴには体側正中線に沿ってみられる黒色素胞の沈着状態に大きな個体変異があることが明らかになった。この結果に基づいて*Conger* 属葉形仔魚は以下の検索表のようになり、肛門より後方の体側正中線下方の筋節上にもみ黒色素胞がみられる*Conger* 属葉形仔魚にはマアナゴとクロアナゴが含まれ、DNAによる同定が必要であることが明らかになった。

- 日本周辺海域における*Conger* 属葉形仔魚の検索
- 1 a 体側に黒色素胞がある 2
 - 1 b 体側に黒色素胞はない クロアナゴ

2 a 体側正中線下方筋節上の黒色素胞は体の前方より
がみられ、体軸にそって一列をなす。個体によっては
当該色素の数は乏しく、体片側に数個の場合もある

.....マアナゴ

2 b 体側正中線下方筋節上の黒色素胞は肛門後方にの
みみられる

.....マアナゴ、クロアナゴ

論 議

ウナギ目葉形仔魚の黒色素胞は、前葉形仔魚期、葉
形仔魚期、変態期の各発育期間で、黒色素胞の出現部
位や形状が異なることは多くの科において認められて
いる（多部田，望岡，1988；Smith，1989）。しかし、
同一の発育期内では出現部位や形状に大きな変化がみ
られないので、体節形質に有効な分類形質をもたない
グループの種レベルの分類形質として用いられてきた
（多部田，望岡，1988；Smith，1989）。本研究により、
Conger 属の体側正中線下方筋節上の特徴的な黒色素
胞は、ウナギ目仔魚のなかでは例外的に大きな個体変
異をもつ形質であることが明らかになった。

以上の結果から、本論文では*Conger* 属葉形仔魚の
種同定を形態とDNAによる方法を組み合わせて行い、
以下の名称で呼ぶことにする。

体側正中線に沿って体前半部から一列に並ぶ黒色素
胞を有する個体（Fig.1- 1; a-1, a-2, b）は、多部田，望
岡（1988）に従ってマアナゴ*Conger myriaster*と同定
され、本論文では*Conger myriaster* Type Aとした。
マアナゴの色素胞の特徴を持たない*Conger* 属葉形仔
魚（Fig.1- 1; c-1, c- 2）は、多部田，望岡（1988）に
よれば、クロアナゴ*Conger japonicus*となるが、マア

ナゴを含むその他の*Conger* 属の可能性のあることか
ら、本研究では*Conger* sp. non-Type Aとした。
Conger sp. non-Type Aのうちの一部は、mtDNAの
16SrRNA領域の部分塩基配列（約550bp）を*Conger*
属成魚のライブラリーと比較することにより種判別を
行い、マアナゴ*Conger myriaster*の配列と一致したも
のは、*Conger myriaster* Type Bとした。

第2章 *Conger* 属葉形仔魚の沖合域での分布生態

葉形仔魚は、仔魚としては極めて大型で、長期の浮
遊期間を過ごし、柳の葉のような扁平な特異な形態を
持つことから、海流等による受動的な長距離分散に適
応したものと考えられている（内田，1937）。マアナゴ
の産卵場が高井（1959）と落合，田中（1986）が想定
したように南方海域にあるとすれば、マアナゴの葉形
仔魚が日本の沿岸域まで到達するには、黒潮などの海
流による長距離の移送が必要であろう。しかし、これ
まで黒潮流域でマアナゴの葉形仔魚が採集された報告
はない。

第1章で述べたとおり、*Conger* 属葉形仔魚を外部
形態の特徴から同定することは困難で、色素胞の特徴
が多部田，望岡（1988）によるマアナゴ*Conger*
myriaster 葉形仔魚と一致しなくてもマアナゴの仔魚
の可能性はある。本章では、まず黒潮流域を含めた東
シナ海から東北海域までの広範囲から採集された葉形
仔魚を精査することによって*Conger* 属葉形仔魚の分
布域を把握し、さらにDNA解析による種同定手法（第
1章）を用いて*Conger* 属葉形仔魚の中にマアナゴがど
の程度含まれるか調べ、沖合域での分布様式を把握す
る。その結果から、マアナゴ仔魚の沿岸域への回遊過
程における生態的諸特性について議論する。

マアナゴ葉形仔魚の沖合・外洋域における分布

材料と方法

1) 調査海域と調査時期

調査海域は、黒潮がマアナゴ仔魚の回遊に重要な役
割を果たしているものと仮定し、産卵場の場所にかか
わらず接岸回遊の過程で黒潮を利用して採集が
可能となるように、東シナ海から西部北太平洋にいた
る黒潮流軸周辺から内側域、および東北沖の黒潮親潮
移行域にいたる広範囲の沖合域に設定した（Fig.2-
1）。海域間の解析は、黒潮との位置関係を基準にし
て上流域から、（1）東シナ海（ECSと略す）、（2）
西部北太平洋・黒潮域（WNP-KS）、（3）西部北太平

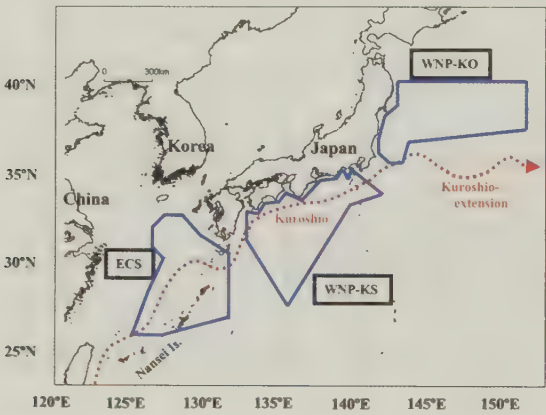


Fig. 2-1. Survey areas of this study. ECS: East China Sea, WNP-KS: Western North Pacific, Kuroshio area, WNP-KO: Western North Pacific, Kuroshio-Oyashio transitional area.

洋・黒潮親潮移行域（東北沖）（WNP-KO）の3海域に区分して行った（Fig.2- 1）。調査は11月から6月までの期間に設定し、仔魚の耳石日周輪の解析（Tanaka *et al.*, 1987; Mochioka, 1989; Lee and Byun, 1996; 望岡, 2001）から逆算推定された産卵期の9月から1月の期間から、沿岸域に來遊する11月から6月（望岡, 2001）までの期間をカバーできるようにした。調査は、とりしま（探海船舶（株））、蒼鷹丸（中央水産研究所）、陽光丸（西海区水産研究所）、長崎丸（長崎大学）、開洋丸（水産庁）の5調査船によって1997年から2003年にかけて実施された10調査航海（Table 2- 1）により、Fig.2- 1に示す海域で仔魚の採集調査を行った。

2) 採集方法

マアナゴ葉形仔魚を対象とした沖合の調査は本研究が初めてであり、これまでの記録が全く無いことから、沖合・外洋域におけるマアナゴ仔魚の分布域を解明することを第一の目的とし、厳密な定量性は考慮しなかった。そのため、場所ごとの採集個体数は、使用したネットや曳網方法にかかわらず、一曳網あたりの数で示した。

主に使用したネットは、網口幅3mのアイザックスキッド型中層トロール網（IKMT: 3-m Isaacs Kidd Midwater Trawl）で、水深50, 100, 300mからの傾斜曳網を行った（Table 2- 1）。2000年11月に行った蒼鷹丸による東シナ海調査では、同一調査点で、傾斜曳き（0-300m）と音波散乱層（水深30-130m）の直下直上を狙った階段曳きを行った（Table 2- 1）。その他に、着底トロールの袖網（目合い15cm）に引っかかっていた葉形仔魚を回収する方法（東シナ海大陸棚：1997年

長崎丸）、開口面積5m²のフレームトロール（MOHT: Matsuda-Oozeki-Hu Trawl: Hu *et al.*, 2001）の水深50mからの傾斜曳網による方法（黒潮親潮移行域：1999年蒼鷹丸）、大型の中層トロール網（ニチモウ製NST-60-K1；身網長=202m、コッドエンド目合=12mm）の水深50mからの傾斜曳網による方法により葉形仔魚の採集を行った（Table 2- 1）。

2000年11月の陽光丸および2002年1月の開洋丸による2航海では昼間にネット採集を行い、その他の航海では、仔魚の網口逃避（Castonguay and McCleave, 1987）を考慮して夜間に採集を行った。

大部分の採集調査点では同時に、表層から水深500mまでのCTD（Conductivity-Temperature-Depth）による観測を行い、水温（℃）、電気伝導度（塩分[PSU; practical salinity unit]に換算）、海水密度（ σ_t : kg/m³）の鉛直プロファイルを得た。また、調査時における黒潮流軸の位置情報は、海上保安庁海洋情報部発行の「海洋速報&海流推測図」のデータから得た。

3) 採集標本の処理および同定

各ネットで採集されたプランクトンサンプルは、船上で葉形仔魚を選別し、可能な場合は調査船上で外部形態による同定と測定を行った。船上での測定が出来ない場合は、70-95%エタノールあるいは5%中性ホルマリンによる固定後に同定と測定を行った。属レベルまでの同定は多部田、望岡（1988）に従って行い、体型が柳葉状で中庸な体型であることと138-149の総筋節数を有することを指標として*Conger*属の葉形仔魚を選別した。これらの仔魚に対して全長の測定、肛門

Table 2-1. Description of 10 research cruises for *Conger* leptocephali investigations. See text for details of the gears and their operations.

	Cruise	Area	Gear	Towing method	No. of tows
Torishima	Nov. 24 - Dec. 7, 1999	ECS, WNP-KS	3 m IKMT	oblique tow (0-100 m)	39
Soyo-maru	Nov. 16 - Dec. 1, 2000	ECS	3 m IKMT	oblique tow (0-300 m), step tow (30-50, 70-130 m)	41
Yoko-maru	Nov. 9 - Nov. 20, 2000	ECS	3 m IKMT	oblique tow (0-50 m)	24
Soyo-maru	Jan. 11 - Jan. 24, 2002	ECS, WNP-KS	3 m IKMT	oblique tow (0-300 m)	45
Yoko-maru	Jan. 14 - Jan. 30, 2003	WNP-KS	1.8 m IKMT	oblique tow (0-50 m)	39
Nagasaki-maru	Apr. 2 - Apr. 10, 1997	ECS	Large otter trawl, 2m Ring net	bottom to surface	14
Torishima	Jan. 16 - Jan. 23, 2001	WNP-KS	3 m IKMT	oblique tow (0-100 m)	25
Kaiyo-maru	Jan. 10 - Jan. 25, 2002	WNP-KO	Large mid-water trawl	oblique tow (0-50 m)	33
Soyo-maru	May 27 - Jun. 9, 1999	WNP-KO	MOHT	oblique tow (0-50 m)	55
Kaiyo-maru	May 22 - Jun. 4, 2001	WNP-KO	Large mid-water trawl	oblique tow (0-50 m)	48
Total					363

ECS: East China Sea, WNP-KS: Western North Pacific, Kuroshio area, WNP-KO: Western North Pacific, Kuroshio-Oyashio fransitional area.

IKMT: Isaacs Kidd Midwater Trawl, MOHT: Matsuda-Oozeki-Hu Trawl

前筋節数と最終垂直血管の筋節上の位置の計数および体側に並ぶ黒色素胞の状態を観察した。

Conger 属葉形仔魚の種の同定およびタイプ分けは、第 1 章の結果に従って形態形質とDNA解析を組み合わせで行った。

結 果

1) 採集標本の同定結果

10調査航海において採集された葉形仔魚の総数は6,944個体で、ウナギ目の13科、カライワシ目の1科、ソコギス目1科から構成されており、そのうちアナゴ科は6,069個体で全体の87.4%を占めた (Table 2- 2)。アナゴ科のうち、*Conger* 属 (アナゴ科クロアナゴ属)

の葉形仔魚は合計211個体が採集された (Table 2- 3)。 *Conger* 属葉形仔魚のうち、黒色素胞の特徴からマアナゴと同定できる "*Conger myriaster* Type A" は79個体で、残りの "*Conger* sp. non-Type A" (132個体) のうちの28個体についてmtDNAの16SrRNA領域の部分塩基配列 (約550bp) を調べたところ、89.3% (25個体) がマアナゴ *Conger myriaster* の配列と一致したため、マアナゴ (*Conger myriaster* Type B) と同定した (Table 2- 4)。 "*Conger* sp. non-Type A" の残り104個体については、標本固定液の問題と考えられるDNAの断片化により目的領域の塩基配列のデータを得ることができなかったため、属までの同定にとどまった。

Table 2-2. Classification to the family level of all leptocephali collected in this study.

Cruise		DY	SY	MO	NT	OP	AG	MR	SR	NM	CH	CG	SC	EL	NO	UI	Total
Dec. 1999	Torishima	136	1	8	32	68		53	2	16	1	479				5	801
Nov. 2000	Soyo-maru	145		1	27	29	8	42	3	17	10	655	2	10	2		951
Nov. 2000	Yoko-maru		16		9	101		11			1	114					252
Jan. 2002	Soyo-maru	11	8		13	7	1	6	1	12		93					152
Jan. 2003	Yoko-maru	5		1	8	2		0	2	19	6	4401				3	4447
Apr. 1997	Nagasaki-maru				1	1		2				127					131
Jan. 2001	Torishima											16					16
Jan. 2002	Kaiyo-maru											14					14
May 1999	Soyo-maru		1		2	2		2			1	144		2			154
May 2001	Kaiyo-maru											26					26
Total		297	26	10	92	210	9	116	8	64	19	6069	2	12	2	8	6944

DY: Dyssomatidae, SY: Synaphobranchidae, MO: Moringuidae, NT: Nettastomatidae, OP: Ophichthidae, AG: Anguillidae, MR: Muraenidae, SR: Serrivomeridae, NM: Nemichthyidae, CH: Chlopsidae, CG: Congridae, SC: Saccopharyngidae, EL: Elopiformes, NO: Notacanthiformes, UI: Unidentified

Table 2-3. Classification to the genus level of all Congridae leptocephali collected in this study.

Cruise		Bathymyrinae		Congrinae		Total
		A. spp.	G. spp.	C. spp.	other	
Dec. 1999	Torishima	47	388	13	31	479
Nov. 2000	Soyo-maru	41	483	78	53	655
Nov. 2000	Yoko-maru	2	87	6	19	114
Jan. 2002	Soyo-maru	7	50	29	7	93
Jan. 2003	Yoko-maru	78	4316	1	6	4401
Apr. 1997	Nagasaki-maru	7	13	19	88	127
Jan. 2001	Torishima			16		16
Jan. 2002	Kaiyo-maru			14		14
May 1999	Soyo-maru	7	81	9	47	144
May 2001	Kaiyo-maru			26		26
Total		189	5418	211	251	6069

A.: *Ariosoma*, G.: *Gnathophis*, C.: *Conger*

Table 2-4. Sizes and classification of *Conger* leptocephali collected in this study.

Cruise	<i>Conger</i> spp.		<i>C. myriaster</i> Type A		<i>Conger</i> sp. non-Type A		<i>(C. myriaster</i> Type B) ^a	
	No. of individuals	TL(mm) range	No. of individuals	TL(mm) range	No. of individuals	TL(mm) range	No. of individuals	TL(mm) range
		Mean±SD.		Mean±SD.		Mean±SD.		Mean±SD.
Torishima Nov. 1999	13	53.5-77.0 66.7±6.7	0		13	53.5-77.0 66.7±6.7	4	53.5-69.2 61.3±6.6
Soyo-maru Nov. 2000	78	23.9-97.5 57.6±19.2	0		78	23.9-97.5 57.6±19.2	11	45.8-83.5 59.4±10.1
Yoko-maru Nov. 2000	6	53.8-63.6 59.3±3.3	0		6	53.8-63.6 59.3±3.3	2	57.8-63.6 60.7±4.1
Soyo-maru Jan. 2002	29	43.3-106.2 76.1±12.2	10	62.3-106.2 84.3±11.6	19	43.3-95.3 71.8±10.4	5	66.0-76.3 73.8±4.4
Yoko-maru Jan. 2003	1	75.3-75.3 75.3±0	0		1	75.3 75.3	1	75.3 75.3
Nagasaki-maru Apr. 1997	19	77.0-97.5 88.8±5.2	12	83.0-97.5 90.5±4.6	7	77.0-95.1 86.0±5.4	0	
Torishima Jan. 2001	16	80.7-107.8 94.9±9.0	10	83.7-107.8 99.4±7.6	6	80.7-94.0 87.3±5.4	0	
Kaiyo-maru Jan. 2002	14	71.5-100.4 88.3±9.3	12	75.7-100.4 90.8±7.6	2	71.5-76.1 73.8±3.3	2	71.5-76.1 73.8±3.3
Soyo-maru May 1999	9	89.3-110.1 99.6±7.7	9	89.3-110.1 99.6±7.7	0		0	
Kaiyo-maru May 2001	26	95.2-115.0 104.0±6.2	26	95.2-115.0 104.0±6.2	0		0	
Total	211	23.9-115.0 76.0±20.0	79	62.3-115.0 96.4±10.1	132	23.9-97.5 63.9±13.6	25	45.8-83.5 64.5±9.9

The numbers of *C. myriaster* and *Conger* sp. non-Type A are equal to the number of *Conger* spp. *C. myriaster* Type B is included in *Conger* sp. non-Type A.
See chapter 1 for details of Type A and B.

2) *Conger* 属葉形仔魚の水平分布

全10調査航海で得られた*Conger* 属葉形仔魚の採集場所の概略をFig.2- 2 に示した。外見の特徴からマアナゴと同定可能な"*Conger myriaster* Type A"は、東北沖の黒潮親潮移行域においては沖合の広い範囲で採集されたが、日本南岸の太平洋においては遠州灘以東の黒潮内側域に限られ、東シナ海では水深100m以浅の大陸棚上に限られた。一方、"*C. myriaster* Type B"を含む"*Conger* sp. non-Type A"は調査海域のほぼ全域から採集された。黒潮親潮移行域においては、"non-Type A"は36°N付近の黒潮統流の近く以外では採集されなかったが、日本南岸の太平洋においては遠州灘以東では"Type A"と同所から採集され、"Type A"が採集されなかった潮岬以西の黒潮内側域でも採集された。東シナ海では九州西方の大陸棚縁辺付近から南西諸島付近までの黒潮流域を含む広い範囲で採集された。以下、海域別・調査航海別に*Conger* 属葉形仔魚が採集された場所と海洋環境について記述する。

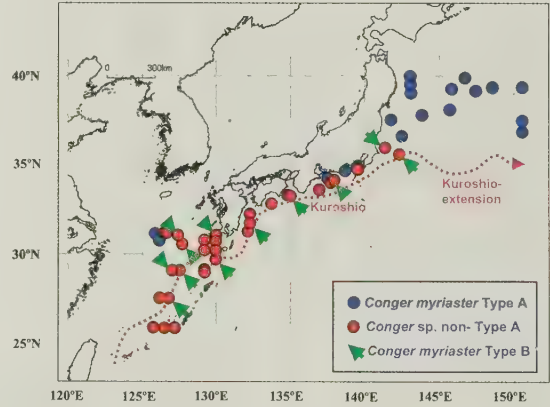


Fig. 2-2. Horizontal distribution of *Conger* leptocephali collected in this study. See Chapter 1 for details of the types of *Conger*.

2) -1 東シナ海 (ECS) ~ 西部北太平洋・黒潮域 (WNP-KS) (潮岬以西)

1999年12月の「とりしま」と2000年11月の「蒼鷹丸」および「陽光丸」(Table 2-1)の調査により*Conger* 属葉形仔魚(計97個体、Table 2-4)が採集された場所を(Fig.2-3)に示した。*Conger* 属葉形仔魚の分布中心は、北緯29度以南では黒潮流軸付近に見られたが、黒潮が東シナ海から太平洋へと出る29°N以北においては、黒潮流軸付近では採集されず、内側域に分布中心が移っていた。*C. myriaster* Type Aは全く採集されなかったが、27° 30'Nおよび29° 00'Nの黒潮流軸付近で採集された"*Conger* sp. non-Type A"の中に"*C. myriaster* Type B"が含まれていた(Fig.2-3)。また、Fig.2-3に示した4本の調査ライン"N1"、"N2"、"N3"、"N4"上でのCTD観測に基づいて推定された水深500mからの海洋構造(水温、密度)をそれぞれ、"N1"をFig.2-4、"N2"をFig.2-5、"N3"をFig.2-6、"N4"をFig.2-7に示した。これらの海洋構造断面図に示されるように、表層水温は20.1~25.5℃の範囲にあり、特に東シナ海の黒潮流軸付近では24℃以上の高水温であった(N1、N2、N3)。黒潮流軸付近の20℃等水温線は水深150~200mにあり、黒潮内側域では等水温線は急激に浅くなり、水深100m付近に水温躍層が形成されていた。密度(σ_t : kg/m³)の鉛直構造も水温と似た構造をしており、黒潮の内側域では等密度線は急激に浅くなる構造を示した。密度躍層は水深

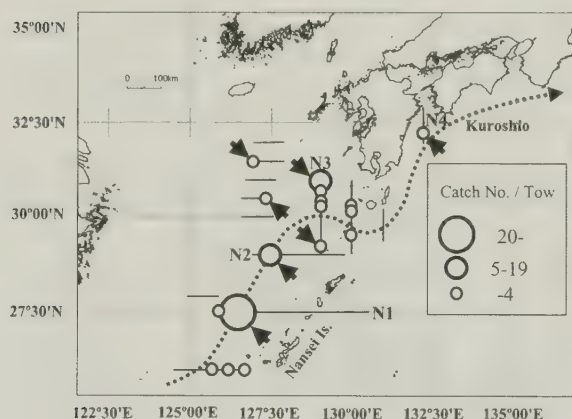


Fig. 2-3. Locations and sample sizes of *Conger* leptocephali collected by the research cruises of Torishima in December, 1999, Soyo-Maru and Yoko-Maru in November, 2000. See Table 2-1 for details. Arrows show the collection sites of *Conger* larvae, which were identified as *C. myriaster* using the mtDNA analysis (Type B; see Chapter 1).

100-150mに形成されており、東シナ海の調査ライン(N1、N2、N3)では、 σ_t が23-24 kg/m³以下の海水で水深100m以浅層が覆われていた。九州東岸沖の太平洋の調査ライン(N4)では、"*C. myriaster* Type B"が採集された観測点で、周囲より水温が低く密度が高い「冷水塊」が観測された。

2002年1月に行った蒼鷹丸調査(Table 2-1)においても11月と同様に、*Conger* 属葉形仔魚(17個体、Table 2-4)は、北緯29度以南では黒潮流軸付近に見られたが、北緯29度以北では、黒潮流軸付近では採集されず、内側域でのみ採集された。*C. myriaster* Type Aは採集されなかったが、27° 30'Nおよび29° 00'Nの黒潮流軸付近で得られた"*Conger* sp. non-Type A"の中に"*C. myriaster* Type B"が含まれていた(Fig.2-8)。

2003年1月に紀伊水道沖から黒潮本流を横切って南方に29°N付近までの海域(135°30'Eライン)で行われた陽光丸調査(Table 2-1)では、*Conger* 属葉形仔魚は黒潮内側域の調査点だけで1個体(Table 2-4)採集され、この個体は"*C. myriaster* Type B"と同

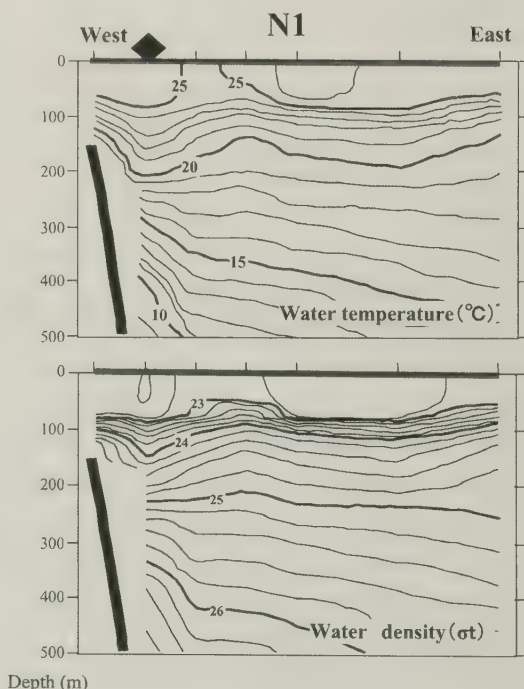


Fig. 2-4. Vertical profiles of water temperature (°C) and density (σ_t [kg/m³]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Soyo-Maru in November, 2000. Measurements were performed at N1 line. See Table 2-1 and Fig. 2-3 for detail. ◆ indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

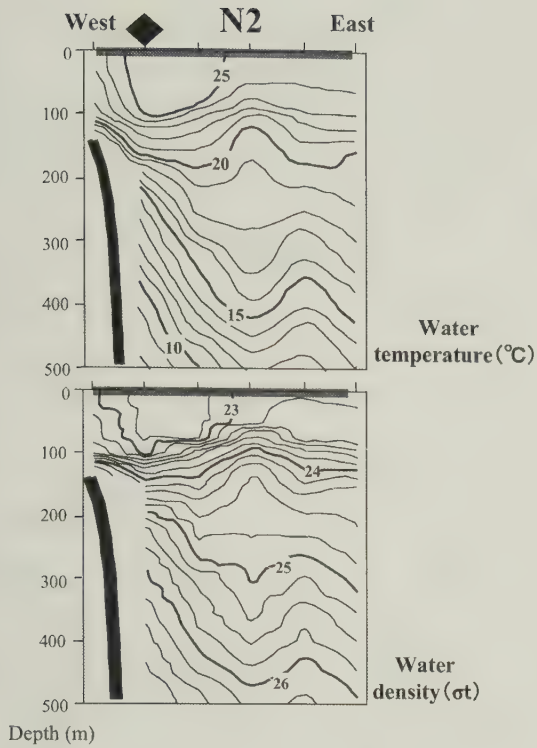


Fig. 2-5. Vertical profiles of water temperature (°C) and density (σ_t [kg/m^3]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Soyo-Maru in November, 2000. Measurements were performed at N2 line. See Table 2-1 and Fig. 2-3 for detail. ◆ indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

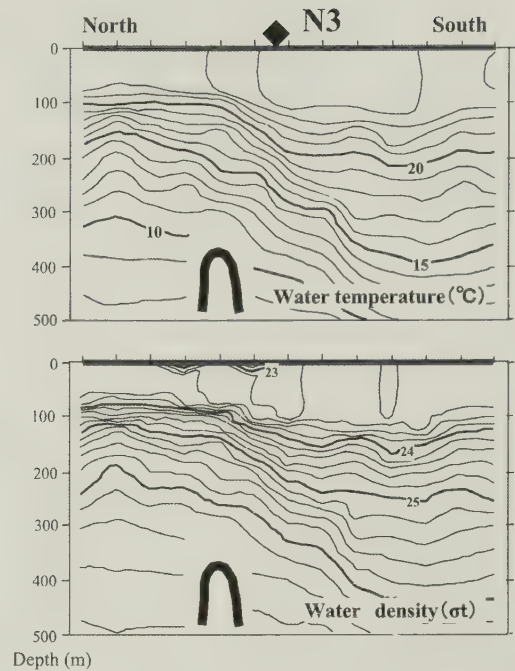


Fig. 2-6. Vertical profiles of water temperature (°C) and density (σ_t [kg/m^3]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Torishima in December, 1999. Measurements were performed at N3 line. See Table 2-1 and Fig. 2-3 for detail. ◆ indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

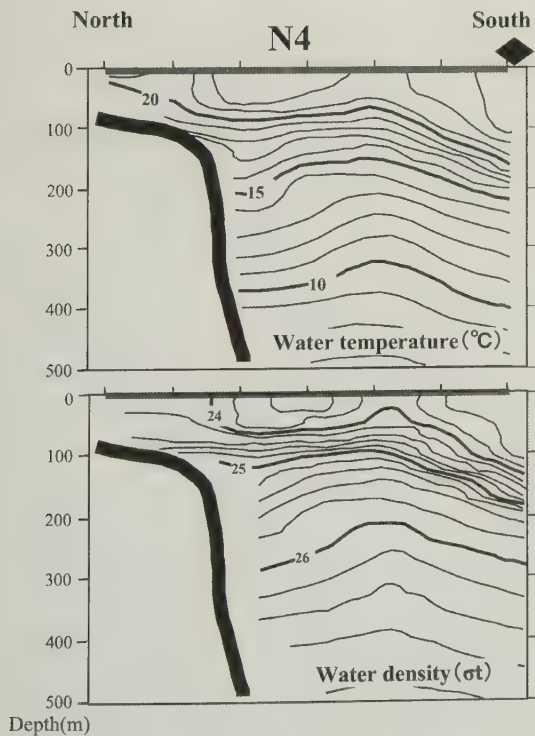


Fig. 2-7. Vertical profiles of water temperature (°C) and density (σ_t [kg/m^3]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Torishima in December, 1999. Measurements were performed at N4 line. See Table 2-1 and Fig. 2-3 for detail. ◆ indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

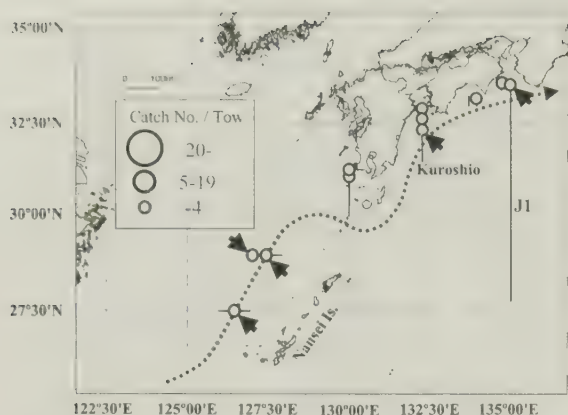


Fig. 2-8. Locations and sample sizes of *Conger leptocephali* collected by the research cruises of Soyo-Maru in January, 2002, Yoko-Maru in January, 2003. See Table 2-1 for details. Arrows show the collection sites of *Conger* larvae, which were identified as *C. myriaster* using the mtDNA analysis (Type B; see Chapter 1).

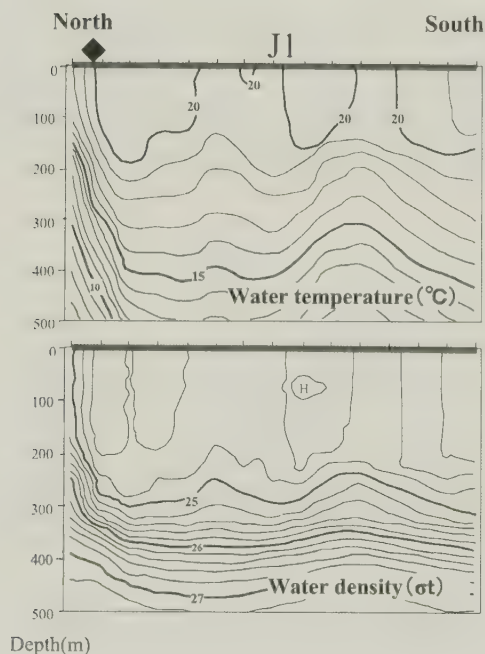


Fig. 2-9. Vertical profiles of water temperature (°C) and density (σ_t [kg/m³]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Yoko-Maru in January, 2003. Measurements were performed at J1 line. See Table 2-1 and Fig. 2-8 for detail. ♦ indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

定された (Fig.2- 8)。Fig.2- 9 に調査ライン「J1」上 (Fig.2- 8) でのCTD観測に基づいて推定された水深500mからの海洋構造 (水温、密度) を示した。表層水温は17.9~21.6°C の範囲にあった。黒潮流軸付近では15°C 等水温線は水深400m付近にあったが、黒潮流軸から内側域では急激に浅くなり水深150m付近まで上昇した。密度躍層は水深300-400mの深い層にあり、 σ_t が25kg/m³ の等密度線は黒潮流軸付近では水深280m付近にあったが、黒潮内側域では水面まで急上昇した。

1997年4月に東シナ海大陸棚上 (水深70-100m) で

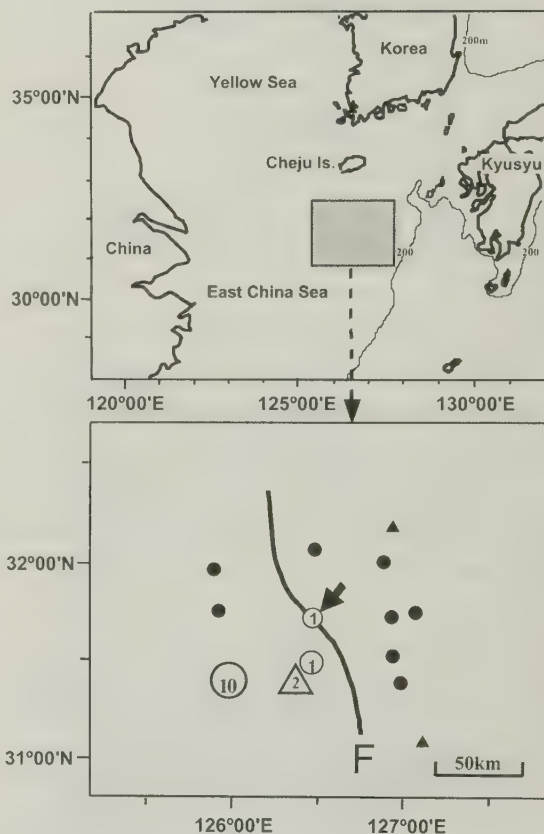


Fig. 2-10. Locations and sample sizes of *Conger myriaster* Type-A leptocephali collected by the research cruises of Nagasaki-Maru in April, 1997. See Table 2-1 for details. Symbols indicate the types of collection gear: circles, wing net of otter trawl; triangles, 2 m ring net. Open signs and closed signs indicate locations with fish catch and no fish catch, respectively. Numbers in the open signs indicate the number of specimens. Arrow shows location where other *Conger* leptocephali (non-Type A; see Chapter 1) were collected (N=7). The shaded line (F) shows the thermohaline front between Continental Coastal Water (west) and Tsushima Current Water (east).

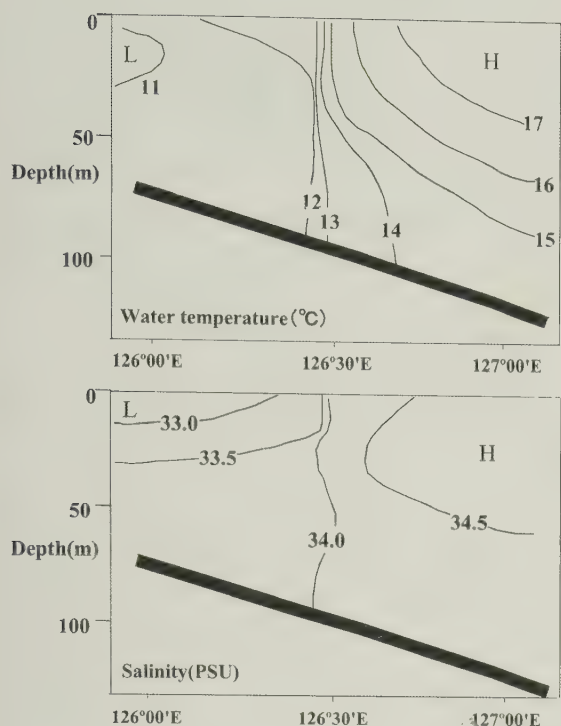


Fig. 2-11. Vertical profiles of water temperature (°C) and salinity (PSU) along the central line of survey area by Nagasaki-Marui in April, 1997. See Table 2-1 for detail. Thick solid lines indicate sea bottom.

行なわれたオッタートロールによる底魚採集調査（長崎丸、Table 2-1）においては、“*C. myriaster* Type A”と“*Conger* sp. non-Type A”の両タイプが計19個体（Table 2-4）採集された（Fig.2-10）。調査海域には大陸沿岸水と対馬暖流系水との熱塩フロントが観測されたが（Fig.2-11）、“Type A”が大陸沿岸水域を中心にフロント付近にかけて採集されたのに対して、“non-Type A”はフロント付近でのみ採集された。

2) - 2 西部北太平洋・黒潮域（WNP-KS）（潮岬以東）

2001年1月に相模湾、駿河湾、伊豆諸島海域で行った「とりしま」調査（Table 2-1）、2002年1月に伊勢湾沖および相模湾で行った蒼鷹丸調査（Table 2-1）により*Conger*属葉形仔魚（計28個体、Table 2-4）が採集された場所を（Fig.2-12）に示した。相模湾内などの沿岸にかなり近い調査点でのみ採集され、その沖では全く採集されなかった。相模湾と駿河湾では“*C. myriaster* Type A”と“*Conger* sp. non-Type A”の両タイプが採集され、伊勢湾沖では“*C. myriaster* Type A”

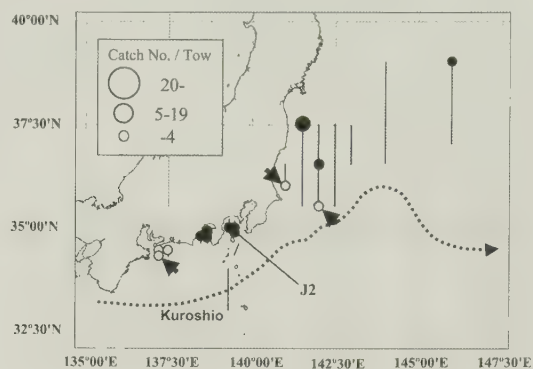


Fig. 2-12. Locations and sample sizes of *Conger* leptocephali collected by the research cruises of Soyo-Marui in January, 2002, Torishima in January, 2001 and Kaiyo-Marui in January, 2002. See Table 2-1 for details. Closed and open circles indicate *Conger myriaster* Type A and *Conger* sp. non-type A (see Chapter 1), respectively. Arrows show the locations where *Conger myriaster* larvae, which were identified as Type B *C. myriaster* using the mtDNA analysis (see Chapter 1), were collected.

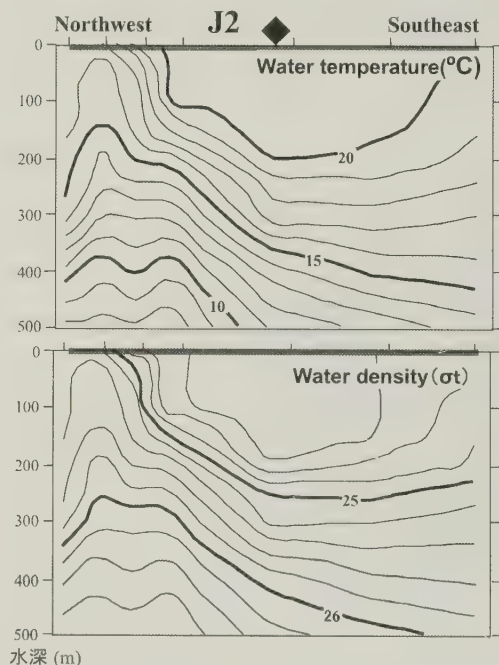


Fig. 2-13. Vertical profiles of water temperature (°C) and density (σ_t [kg/m³]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Torishima in January, 2001. Measurements were performed at J2 line. See Table 2-1 and Fig. 2-8 for detail. ◆ indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

は採集されなかったが"*Conger* sp. non-Type A"の中に"*C. myriaster* Type B"が含まれていた。「とりしま」の調査ライン「J2」上 (Fig.2-12) でのCTD観測に基づいて推定された水深500mからの海洋構造 (水温、密度) を Fig.2-13 に示した。表層水温は16.3~20.9℃の範囲にあった。黒潮流軸付近では16℃等水温線は水深300m付近にあったが、黒潮流軸から内側域では急激に浅くなり、ライン北西端の相模湾内では水面直下まで上昇した。 σ_t が25kg/m³の等密度線は、黒潮流軸付近では水深250m付近にあったが、黒潮内側域では水面まで急上昇した。

2) - 3 西部北太平洋・黒潮親潮移行域 (WNP-KO)

2002年1月に常磐海域から東北の東方沖で行った開洋丸調査 (Table 2-1) により *Conger* 属葉形仔魚 (14個体、Table 2-4) が採集された場所を示した。"*C. myriaster* Type A"と"*Conger* sp. non-Type A"の両タイプが14個体 (Table 2-4) 採集され、調査海域南部の2調査点から採集された"*Conger* sp. non-Type A"は2個体とも "*C. myriaster* Type B"と同定された。

東北の東方沖で行った1999年5-6月の蒼鷹丸調査と2001年5月の開洋丸調査 (Table 2-1) により採集された *Conger* 属葉形仔魚 (計35個体、Table 2-4) が採集された場所を Fig.2-14 に示した。これらの採集個体はすべて "*C. myriaster* Type A"であった。

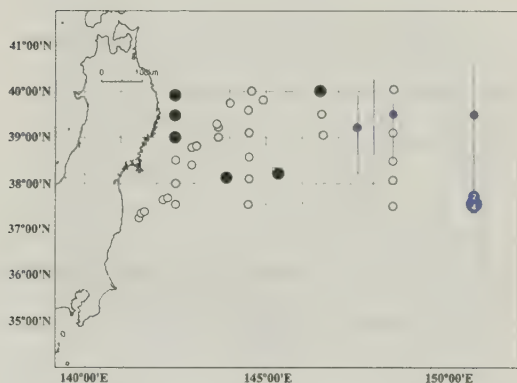


Fig. 2-14. Locations of *Conger myriaster* Type A leptocephali collected by the research cruises of Soyo-Maru in May, 1999 (blue solid circles) and Kaiyo-Maru in May, 2001 (black solid circles). Blue solid lines indicate survey transects of Soyo-Maru. Open circles indicate locations with no fish catch. *Conger* sp. non-Type A were not collected throughout these two cruises.

3) Conger 属葉形仔魚のサイズおよび発育ステージ

Fig.2-15に、東シナ海 (ECS)、西部北太平洋・黒潮域 (WNP-KS)、西部北太平洋・黒潮親潮移行域 (WNP-KO) における10調査航海で採集された *Conger* 属葉形仔魚211個体 (Table 2-4) の全長組成を海域別に示した。全長のモードは、東シナ海では50-60mm台、西部北太平洋・黒潮域では70mm台、西部北太平洋・黒潮親潮移行域では90mm台と、黒潮の上流から下流に向かってサイズが大きくなる傾向が認められた。また、211個体の *Conger* 属葉形仔魚の中に外部形態からみた変態を開始している個体は含まれておらず、すべて葉形仔魚としての成長の途上にある「伸長期」と判定された。

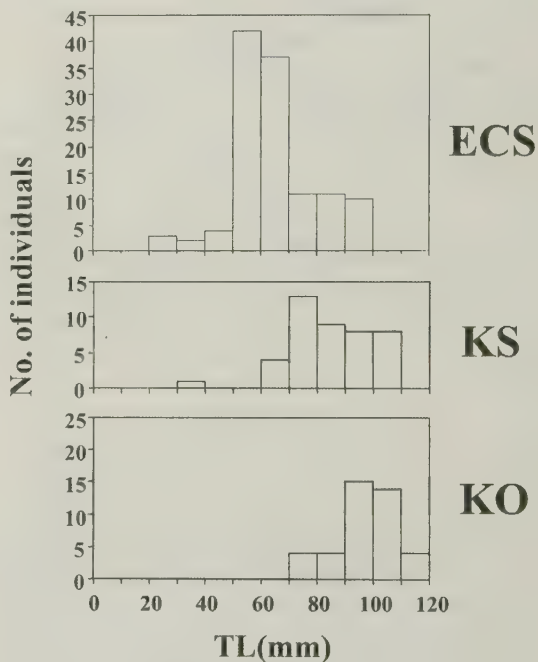


Fig.2-15. Total length frequency distribution of *Conger leptocephali*. ECS: East China Sea, WNP-KS: Western North Pacific, Kuroshio area, WNP-KO: Western North Pacific, Kuroshio-Oyashio transitional area.

4) マアナゴ葉形仔魚の分布水温と体サイズ

Fig.2-16にマアナゴ *Conger myriaster* 葉形仔魚の分布水温と全長 (mm) との関係を保仔魚のタイプ別 (Type A, Type B) に示した。Type A, と Type B は、およそ全長70-80mmを境界として明瞭に2つのグループに分かれた。大部分のType Aの個体は全長80mm以上で水温16℃以下に分布していたが、対照的にType Bの個体は、大部分が全長80mm以下であり、多くは水温

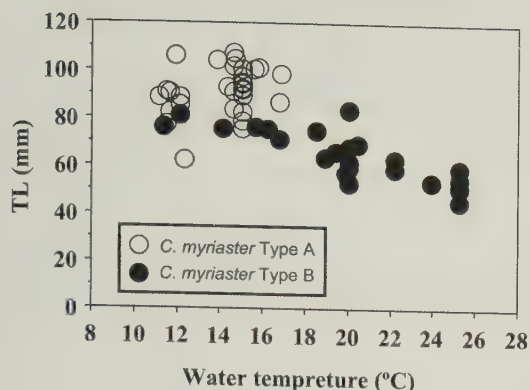


Fig.2-16. Relationship between water temperature and body size of *Conger myriaster* leptocephali in the East China Sea and the western North Pacific. Water temperature was averaged from the surface to the maximum depth for each tow at 1 m intervals obtained from CTD profile.

16°C以上に分布していた。

なお、本研究で使用したネットは開放型であり、傾斜曳きで採集された仔魚の分布水深がネットの最大到達水深から表層までのどの層であるか特定できないので、真の分布水温は不明である。したがって、マアナゴ葉形仔魚が採集された定点でのCTD観測データを用いてネットが通過した水柱の1 m間隔の水温の平均値を算出し分布水温とした。

5) 黒潮流軸付近での分布水深の推測

2000年11月に蒼鷹丸により実施された東シナ海の調査航海 (Table 2-1) では、水深300mからの傾斜曳きと同時に音波散乱層 (水深130-30m) の直下直上を狙った階段曳きを行った。この調査航海において黒潮流軸付近に設定された調査定点 (27° 30'N, 126° 33'E) は、全10調査航海の中で*Conger* 属葉形仔魚が最も多く採集された場所である (Fig.2-3)。その採集数は、3 m-IKMT (スキャンマー装着) による水深300mからの傾斜曳きで34個体、水深100mからの階段曳きで11個体であった。曳網方法別に採集された*Conger* 属葉形仔魚の全長を比較すると、両者に有意な差は認められなかったが (t -test: $t=1.728$, $p=0.0911$)、全長組成 (Fig.2-17) では、全長60mm未満の個体は水深300mからの傾斜曳きと水深100mからの階段曳きの両方で採集された一方で、全長60mm以上の個体は水深300mからの傾斜曳きで大部分が採集されており、サイズにより分布水深が異なる可能性が示唆された。水深100mからの階段曳きでの全長組成は水深100m以浅に分布する個

体のサイズを示すことから、黒潮流軸付近では、全長60mm未満では水深100m以浅に分布し、全長60mmを超えると水深100-300mに分布の中心が移るものと推測された。

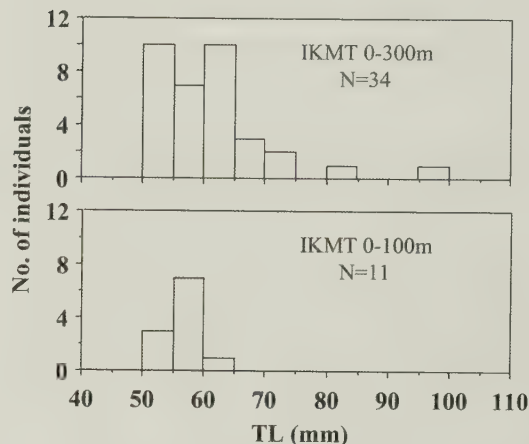


Fig.2-17. Total length frequency distribution of *Conger* leptocephali collected at a station on transect N1 at 27° 30'N in the Kuroshio mainstream in the East China Sea by net tows ranging 0-300 m depth (upper) and 0-100 m depth (lower) conducted in the same night, November 23, 2000. See Fig. 2-3 for details.

論 議

1) 沖合域でのマアナゴ葉形仔魚の分布

マアナゴ葉形仔魚の分布は、これまで日本および韓国の沿岸浅海域に限定されていたが (多部田, 望岡, 1988; Lee and Byun 1996)、本研究の結果、27° 30'Nの南西諸島近くの東シナ海から東北沖の黒潮親潮移行域に至る広範囲の海域に分布することが明らかとなった (Fig.2-2)。沿岸域で本種の成熟した親魚が得られていないことから、沖合から沿岸域へと来遊するものと推測されていたが (高井, 1959; 窪田, 1961; Tanaka *et al.*, 1987; 多部田, 望岡, 1988; Lee and Byun, 1996; 清水, 1996, 2001, 2003, 2005; 望岡, 東海, 2001; 木村, 2003; Kimura *et al.*, 2004; Katayama and Shimizu, 2006)、そのことを直接裏付ける証拠が得られたことになる。

Miller *et al.* (2002) は、2000年11-12月の東シナ海における葉形仔魚の分布を調べ、仔魚の外部形態からの同定の結果、クロアナゴ*Conger japonicus* もしくはキリアナゴ*Conger cinereus* と考えられる*Conger* 属葉形仔魚の分布を報告し、マアナゴ*Conger myriaster*

は分布しないものとした。本研究においても、Miller *et al.* (2002) と同時期に東シナ海で調査を行い (2000 年11月の着錨丸調査、Table 2-1)、マアナゴ葉形仔魚の外部形態の特徴である体側正中線に列に並ぶ黒色素胞をもつ個体 (*Conger myriaster* Type A) は同様に得られていない。しかし、体側に黒色素胞を持たない *Conger* 属葉形仔魚 (*Conger* sp. non-Type A) は、多部田、望岡 (1988) に従うとクロアナゴ (*Conger japonicus*) となるが、*Conger* sp. non-Type A は、mtDNA の塩基配列の解析により同定 (第1章) すると、約 9 割はマアナゴの塩基配列と一致 (*Conger myriaster* Type B) したことから、*Conger* 属葉形仔魚の大部分はマアナゴだったものと考えられる。

沿岸域の標本から記載されたマアナゴ葉形仔魚 (多部田、望岡, 1988) と同じ色素胞のタイプを持つ *Conger myriaster* Type A は、沖合域では主に黒潮流親潮移行域と東シナ海大陸棚で採集され、遠州灘から関東近海を除く大部分の海域では、*Conger myriaster* Type B との重複分布は見られなかった (Fig.2-2)。Type A と Type B はサイズも異なっており (Fig.2-16)、概ね全長 80mm までは Type B、全長 80mm を超えると Type A となる。Type A と Type B を分けるポイントである体側の黒色素胞は、仔魚の分類形質においては極めて重要な要素とされているが (沖山, 1979)、マアナゴ葉形仔魚の場合はこの原則は当てはまらず、むしろ成長のステージを示すものであると言える。この発見により、マアナゴ葉形仔魚の分布と成長の全体像を知ることが可能となった。

2) マアナゴの産卵海域の推定

木村 (2003) および Kimura *et al.* (2004) は、mtDNA 調節領域と核DNAマイクロサテライト領域の塩基配列に基づく集団構造解析により、マアナゴの産卵場は日本周辺の沿岸域に複数あり、複数の繁殖集団が存在する可能性を示唆している。本研究では、耳石日周輪から推定した産卵期 (9 月から 1 月) の範囲の期間に大部分の調査を実施していることから、主要なマアナゴ漁場の地先に産卵場が存在するのであれば、東シナ海および太平洋の沿岸域あるいは地先沖合からは小型の仔魚が採集されることが期待される。しかし実際に採集されているマアナゴ仔魚の最小全長は、東シナ海で 40mm 台、太平洋では 60mm 台であり、マアナゴ漁場の地先からは産卵場が近傍にあることを示唆する小型の葉形仔魚 (<20mm TL) は全く得られなかった。また、得られたマアナゴ仔魚の全長は、黒潮の上流の場所ほど小さくなる傾向があることから、成長しながら黒潮により輸送されるものと推測された。実際、東シ

ナ海の中南部 (27° 30'N 126° 33'E) においては黒潮流軸付近でマアナゴ仔魚が得られており (Fig.2-3)、黒潮による受動的な輸送を前提とすれば、仔魚は調査海域のさらに南方から輸送されてきたものと考えられる。したがって、仔魚の分布特性から判断する限りでは、マアナゴの産卵場所が日本周辺の沿岸域に存在する可能性は低く、高井 (1959) や落合、田中 (1986) が想定したように、東シナ海の南部か、それ以南の海域に産卵海域の一つが存在すると考える方が妥当であろう。

3) マアナゴ葉形仔魚の接岸回遊過程

本研究で得られたマアナゴ仔魚の沖合域での分布パターンをみると、29° N 以南の東シナ海においては仔魚の分布中心は黒潮流軸付近にあり (Fig.2-3)、黒潮による仔魚の輸送が強く示唆されるが、接岸回遊のプロセスを黒潮の流れだけで説明するのは難しい。東シナ海の北緯 29° N から 30° N 付近で黒潮がトカラ海峡を通り太平洋に出る海域の周辺では、仔魚の分布中心は黒潮の流軸を外れ、岸よりの内側域に移った (Fig.2-3)。したがって、接岸回遊の第一段階は「黒潮本流を離脱する」ことから始まるものと考えられる。黒潮本流を離脱した後に主群が水平方向に接岸回遊するのであれば、黒潮内側域では回遊中の仔魚が多数採集されてもよいのだが、太平洋に入ると黒潮流軸付近と外側域では全く採集されず、内側域でも採集数は東シナ海と比較するとわずかとなった (Fig.2-8)。マアナゴの主要漁場の東京湾がある関東周辺では、本種の仔魚は相模湾内でしか採集されていない (Fig.2-12)。すなわち、黒潮離脱後の主群の回遊方向は水平ではない可能性が高い。

葉形仔魚の全長と採集場所の水温の関係 (Fig.2-14) を見ると、およそ全長 60-80mm を境界として高水温の場所 (>18℃) から低水温の場所 (<16℃) へと分布域を変化させることが示唆され、全長 60mm 以上に成長すると低水温を指向するようになるものと考えられる。東シナ海の黒潮流軸付近での葉形仔魚の全長組成 (Fig.2-15) からは、全長 60mm より大きくなると水深 100-300m の深い層に潜ることが示唆されたが、黒潮流軸での水温の鉛直プロファイルを見ると (Fig.2-13)、水深 100m 以浅では水温 24℃ 以上あるが水深 300m では水温 15℃ くらいまで低下することが分かる。すなわち、「黒潮本流を離脱する」第一段階は、黒潮下部の低水温の深い層に鉛直的に潜ることから始まるものと考えられる。

その後、黒潮内側域から沿岸域では等水温線は急激に浅くなることから (Fig.2-4, 2-5, 2-6, 2-7, 2-9, 2-

13)、等水温線に沿って回遊すれば沿岸浅海域に到達することが可能である。

第3章 マアナゴ葉形仔魚の沿岸浅海域への出現様式

マアナゴの葉形仔魚は、全長約80-130mmのサイズの葉形仔魚期から変態初期のものが、春季の日本の沿岸各地および韓国の浅海域に出現する。同じ海域では毎年ほぼ同じ時期に出現するが、異なる海域間では出現期間に違いがみられ、高緯度ほど、あるいは黒潮から離れるほど出現が遅くなる傾向がある(望岡, 2001; Lee and Byun, 1996)。

第2章より、マアナゴ仔魚は成長にともない高水温域から低水温域を指向するようになることが示唆され、接岸回遊に水温が密接に関与していることが示された。そこで本章では、本種の沿岸浅海への接岸回遊機構を明らかにするため、相模湾の沿岸浅海域でさらに詳細な調査を行った。

相模湾は三浦半島をはさんで東京湾の西側に位置する(Fig.3- 1)。東京湾は閉鎖的な内湾であるのに対して、相模湾は黒潮の影響をしばしば受ける開放的な湾である。東京湾でのマアナゴ漁獲量は多く(清水, 2003)、その葉形仔魚は黒潮を経由して東京湾へ来遊するので、仔魚はまず黒潮に面した相模湾に現れるものと考えられる。したがって、相模湾は外海からの葉形仔魚の来遊状況をとらえるのに適したモデル海域になると判断し、相模湾においてイワシ類のシラスを対象とした船曳網漁船により混獲されているマアナゴ葉形仔魚の混獲の有無を直接確認して正確な来遊時期を

把握することとした。

材料と方法

1) マアナゴ葉形仔魚の出現時期の決定とサンプルの採集

神奈川県鎌倉市由比ヶ浜から横須賀市長井までの地先の水深約5-50mの海域(Fig.3- 1)で操業しているシラス船びき網漁船によりマアナゴ葉形仔魚が混獲される期間を出現期間とした。相模湾におけるマアナゴ葉形仔魚の出現期間は概ね11月から5月と言われていることから(望岡, 2001)、出現期間の調査は1999年11月から2003年6月に行った。1月1日から3月10日までの期間は相模湾におけるシラス船びき網漁業は禁漁であるため、禁漁期間中の混獲の有無は、神奈川県水産総合研究所が実施している試験操業に同乗して調査した。

各シーズンの始期の決定は、操業船に対する葉形仔魚の混獲の有無に関する聞き取り、あるいは可能な場合は1~3隻の操業船に葉形仔魚の混獲があった際の連絡とサンプルの確保を依頼し、現物を入手後に多部田, 望岡(1988)に従って同定を行い、シーズン最初のマアナゴと確認された場合に、その採集日を出現の始期と決定した。シーズンの終期は、操業船からの聞き取り、または操業日誌により葉形仔魚が混獲されなくなった日から決定した。

シラス船曳網により混獲されたマアナゴ葉形仔魚は、適宜当業船に同乗して採集を行うことで新鮮な状態のものを入手した。採集した葉形仔魚は1網あたり50尾を上限として無作為に抜き出し、多部田, 望岡(1988)にしたがって同定の後、全長(mm)を測定した。

2) 相模湾の沿岸水温

神奈川県横須賀市長井の地先(水深3-4m)から揚水ポンプで汲み上げた海水を、独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所横須賀庁舎構内で休日を除く毎日午前8時30分に测温した。相模湾では沿岸域の水温が気温に影響されて加温冷却されることはほとんどなく、厳冬期(2月)においても庁舎構内での水温測定値と距岸500mでの水深3m水温の差が1℃以内であるので、庁舎構内での測定値を相模湾沿岸水温の代表値と見なして解析に供した。

結 果

1) 相模湾での出現時期と沿岸水温

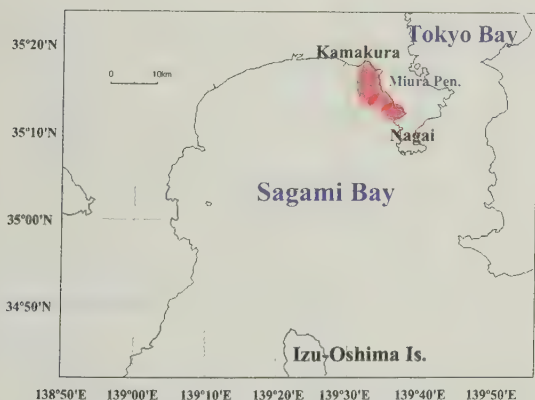


Fig. 3-1. Areas where *Conger myriaster* leptocephali were identified to be caught as a bi-catch of sardine larvae fishery along the coast of Sagami Bay, Japan.

マアナゴ仔魚の相模湾における出現時期は11月から5月の期間であったが、出現開始時期は年により少しずつ異なっていた (Fig.3- 2)。初めてマアナゴ葉形仔魚の混獲が確認された日は、2000年来遊群 (2000年の春にかけて沿岸域に来遊するシーズンの群) では2000年1月19日、2001年来遊群では2001年1月16日、2002年来遊群では2001年12月12日、2003年来遊群では2002年11月16日であり、最も来遊が早かった2003年来遊群と最も遅かった2000年来遊群では約2ヶ月の差があった。この最も差があった2カ年の相模湾沿岸の水温変化とマアナゴ葉形仔魚の出現期間を見ると (Fig.3- 2)、水温低下が早いと早く出現し、水温低下が遅いと遅く出現する傾向が見られ、初めてマアナゴ葉形仔魚の混獲が確認された日は水温が16℃ 未満に初めて下

がる日とほぼ一致していた。2001年来遊群と2002年来遊群についても全く同じ傾向が見られたことから (Fig.3- 2)、相模湾においては水温が16℃ より低くなるとマアナゴ葉形仔魚が現れるものと結論された。また、混獲量から見たマアナゴ葉形仔魚出現の盛期は、いずれの年でも3月初旬から4月初旬頃にかけてで、年間で最も水温が低い12℃ から14℃ の時期に出現のピークを迎えていた。

2) 相模湾来遊時のマアナゴ葉形仔魚の体サイズ

2000年から2002年の3カ年に採集したマアナゴ葉形仔魚の全長組成をFig.3- 3に示した。12月から1月にかけてシーズンの初めに採集された葉形仔魚は、全長80-90mm台の沿岸域では最小サイズに属する個体为中心で、体側正中線に並ぶ色素胞は少ない傾向があった。その後はいったん全長100-120mm台の個体が比較的大型の個体が採集されるようになるが、3月から4月にも再び全長100mm以下の個体が多く採集される場合があった。このように、全長80-90mm台の小型個体を中心に採集されるケースはシーズンあたり少なくとも2-3回認められたことから、1シーズン中に複数の群が沿岸域に来遊することが明らかになった。

論 議

1) 沿岸来遊期の水温

4年間の調査結果より、相模湾沿岸でのマアナゴ葉形仔魚の出現開始の時期は沿岸水温が16℃ より低下する時期と一致しており、16℃ 以下の低水温になることがマアナゴ葉形仔魚の沿岸に来遊する条件の一つであることが明らかになった。黒潮が沖を流れる九州から関東の太平洋岸では、マアナゴ葉形仔魚の出現時期は11月から5月の期間であり (望岡, 2001)、その間の水温変動の傾向は相模湾とほぼ同じであることから、出現する水温条件は同様に16℃ 以下に水温が低下することと考えてよいだろう。瀬戸内海などの内湾へは若干遅れて、1月以降のさらに水温が低くなってから出現するが、これは内湾へと入っていくのに要する時間差によるものと考えられる。一方、親潮の影響を受ける茨城県沿岸の常磐海域では、2月から4月くらいに地先水温が10℃ 以上に上昇するとマアナゴ葉形仔魚が出現し始め、水温10℃ ~15℃ の時期に来遊する (Katayama and Shimizu, 2006)。常磐海域より北に位置する仙台湾や韓国沿岸でのマアナゴ葉形仔魚の出現時期は3~6月 (佐伯, 2001; Lee and Byun, 1996) と常磐海域よりも若干遅いが、水温が10℃ 以上に上昇するのも遅れることから、常磐海域と同様の傾向があ

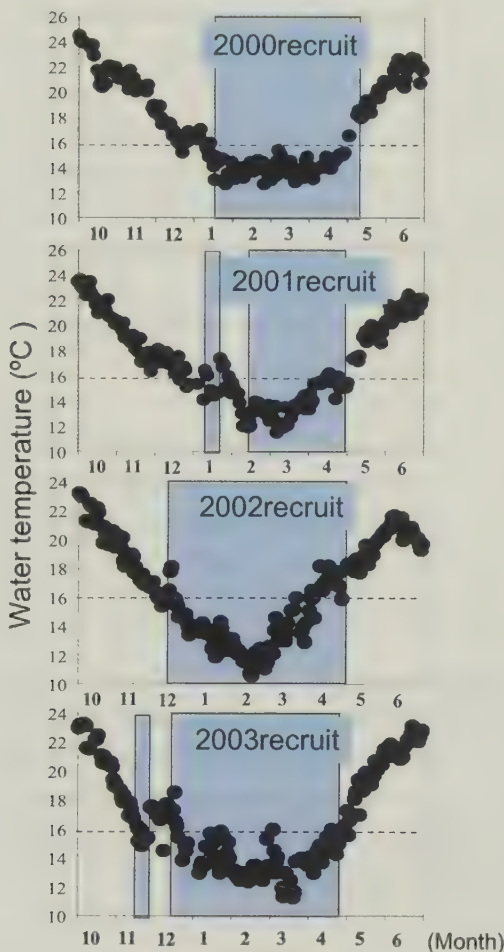


Fig. 3-2. Sea water temperature of the coastal waters (●) in which the Conger larvae appeared (blue area) in the coast of Sagami Bay from 2000 to 2003. First appearance of the larvae in the season coincide with descend of the water temperature below 16℃.

るものと推測される。各地の仔魚の出現状況をまとめると、まず黒潮の影響を受けやすい地域から来遊が始まり、それから黒潮に面した地域にある内湾へと向かう。出現の盛期は最低水温期の2月から4月初旬で、4月下旬～5月に水温が約15℃以上に上昇すると黒潮に近い地域では来遊が終わるが、その水温上昇期にまだ水温が低く保たれている黒潮流路から離れた北の地域では少し遅れて来遊し始めると理解される。

マアナゴ葉形仔魚の沿岸域への来遊が始まるのは、関東以南の黒潮域沿岸では水温下降期であるのに対し

て常磐海域以北では水温上昇期と異なっているが、水温がおおよそ10～16℃の時期に来遊するという点ではどの海域でも一致している。したがって、複数の地域集団の存在を仮定（木村, 200；Kimura *et al.*, 2004）しなくても、全国各地での出現時期の違いは説明可能であり、すべての海域で「水温」を軸とする共通の来遊メカニズムが存在するものと考えられる。

2) 水温勾配による接岸回遊

マアナゴ葉形仔魚が沿岸に来遊してくる時には10～

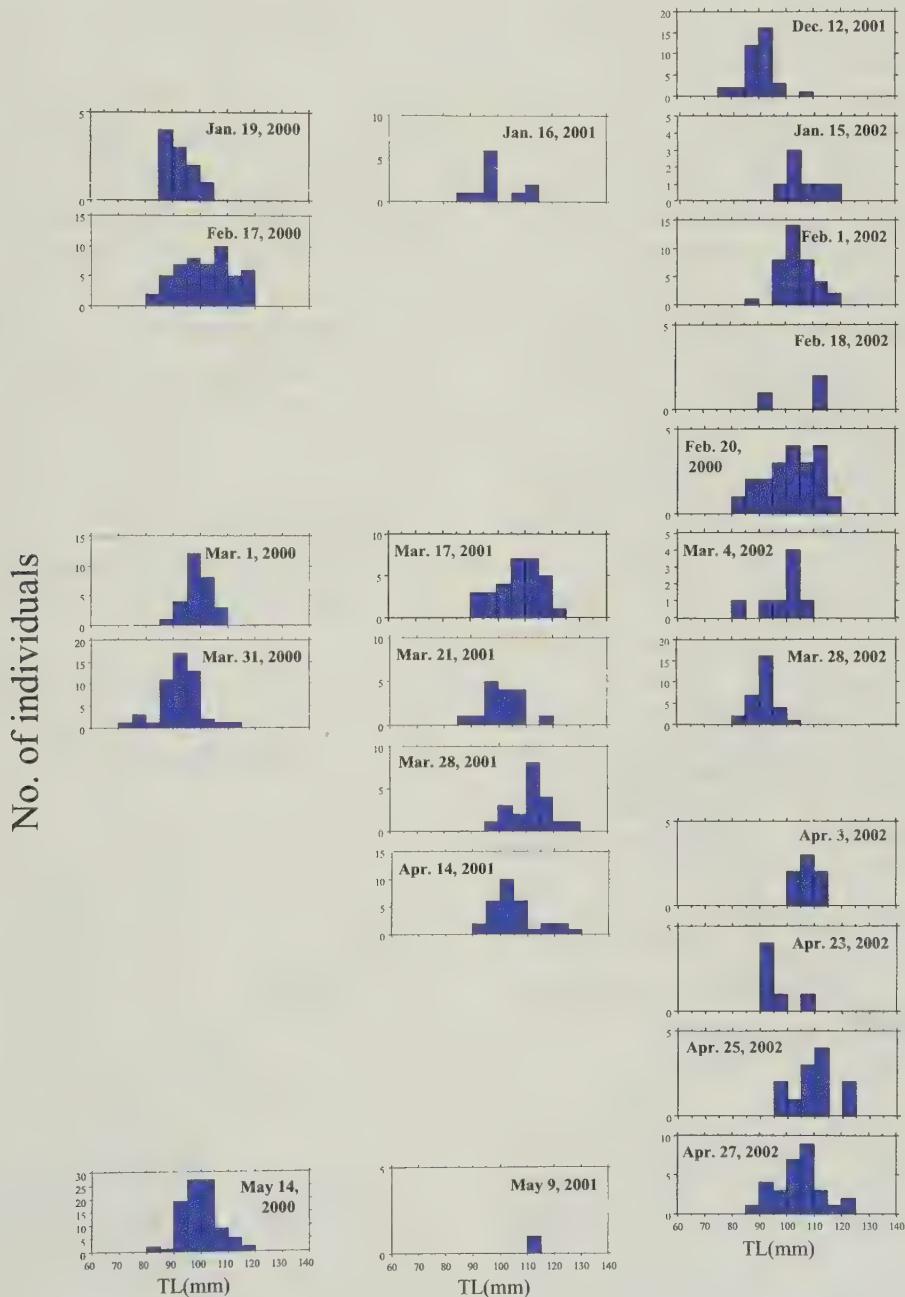


Fig. 3-3. Temporal changes in total length distributions of *Conger myriaster* larvae collected along the coast of Sagami Bay from 2000 to 2002.

16℃ の低水温の条件が必要であることが明らかになった。また、第2章の結果からは、全長60mm以下の時期に高水温の場所 (>18℃) にいたマアナゴ葉形仔魚は全長60-80mm以上に成長すると低水温 (<16℃) を指向するようになることが示唆されている。つまり仔魚は沖合から沿岸への回遊の過程で高水温から低水温に向けるということになる。このような低水温指向となったマアナゴ葉形仔魚が沿岸へと来遊する冬季から春季には、黒潮と沿岸域との間で顕著な水温勾配を形成する「西岸境界流フロント」により沿岸側が低水温となることに加え、瀬戸内海の水道部（豊後水道、紀伊水道）や東京湾口などの内湾入口には顕著な熱塩フロントが発達するので（柳, 1990）、岸に近ければ近いほど水温が低くなる。したがって、10~16℃ の低水温を指向して水温勾配に逆らい岸方向に回遊すれば、自動的に沿岸域へ到達することが可能である（Fig.3-4）。第2章では沖合の仔魚がいったん鉛直的に潜る可能性が示唆されたが、黒潮内側域では等水温線は急激に浅くなることから（Fig.2-9、Fig.2-12）、水温が低すぎる水塊（<10℃）に入らなければ、やはり浅海域に到達できる。このような回遊のメカニズムであれば、マアナゴ葉形仔魚が最低水温期に来遊することは合理的な現象である。

日本海側にはマアナゴが分布するが、その葉形仔魚の採捕は報告がない（清水 2004）。前述のとおり太平洋側では黒潮と沿岸域の間に「西岸境界流フロント」が存在し沿岸側が低水温となるのに対して、日本海側

では「沿岸境界流」である対馬暖流の水温フロントは沖側に形成され沿岸域は逆に高水温となる（小川, 1997）。東シナ海における仔魚の分布（第2章）から見て、おそらく葉形仔魚は対馬暖流により日本海側に輸送されていたと考えられるが、海洋構造が太平洋側と異なり沿岸域が低水温とならないことから、低水温指向のマアナゴ葉形仔魚が沿岸域に集積して現れることはない。したがって、日本海沿岸域ではマアナゴ仔魚の分布密度が低くなるため採捕が困難であると説明できる。

第4章 葉形仔魚の体成長

マアナゴの仔魚が成長して変態開始するまでの成長段階は大まかに、前葉形仔魚期と葉形仔魚期に分けられる（望岡, 2001）。前章までの結果より、葉形仔魚として成長し、質的に大きな形態的变化が無い「葉形仔魚期」に、生態的には沖合・外洋から沿岸浅海域へと接岸回遊を行い、生活場所を大きく変えることが明らかとなった。接岸回遊の過程では、黒潮流域から内側域、さらに東京湾などの内湾へと回遊することから、物理的的海洋環境だけではなく餌料生物環境も大きく変化すると推測される。本章ではマアナゴの全長-体重関係を解析することにより、分布場所による葉形仔魚の体成長の違いを明らかにする。

材料と方法

体重の測定値に用いる重量データとして、測定が容易な「湿重量」を用いることが適当か判断するため、水分含量が非常に多い葉形仔魚（Pfeiler, 1984a；

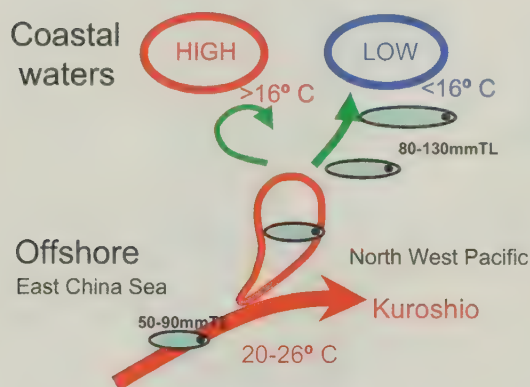


Fig. 3-4. A schematic showing of the inshore migration of conger larvae involving swimming across a thermal gradient from warm offshore waters (20-26℃) to colder coastal waters (<16℃). Horizontal migration aiming for colder temperature, may automatically lead the larvae to cold coastal waters (<16℃).

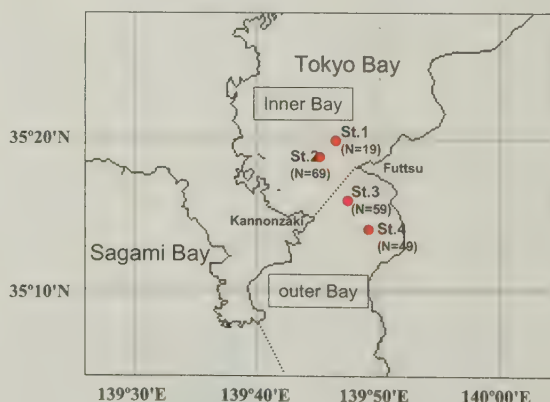


Fig. 4-1. Sampling locations (St.1-4) of *Conger myriaster leptocephali* in Tokyo Bay, used for analysis of length-weight relation (Feb 5, Feb 14, Feb 25, March 8, 2002).

Donnelly *et al.*, 1995 ; Pfeiler, 1999) の湿重量が水分以外の体成分を反映した値であることの確認を行った。材料は、相模湾沿岸で2002年4月27日にシラス船曳網により採集されたマアナゴ葉形仔魚30個体を用い、氷冷下で1日放置し、湿重量 (g) を測定した後に、凍結乾燥によって乾重量 (g) を測定し、両者間の相関を調べた。

全長-体重関係の解析にあたっては、内湾域から沖合の幅広い範囲 (東京湾、相模湾中央部、東シナ海から関東沖の黒潮流軸～内側域) から採集された伸長期の葉形仔魚を用い、全長 (mm)、湿重量 (g) を速やかに測定した後に解析に供した。東京湾では、神奈川県観音崎と千葉県富津岬を結んだ線より内側が「東京湾内湾」、外側が「東京湾外湾」と呼称されており、その内湾と外湾に2点ずつの計4調査定点を設け (Fig.4-1)、2002年2月5日、2月14日、2月25日、3月8日に、神奈川県水産総合研究所が用船した船びき網漁船により196個体 (内湾88個体、外湾108個体) を採集した。相模湾中央部では、水産庁が用船した「とりしま」により2001年1月16日から1月22日にかけてIKMTネットにより16個体を採集した (Table 2-4、Fig.2-8)。東シナ海から関東の黒潮流軸～内側域においては、中央水産研究所調査船蒼鷹丸により2002年1月11日から1月23日にかけてIKMTネットにより29個体を採集した (Table 2-4、Fig.2-8、Fig.2-12)。

全長と湿重量の解析には、魚類の全長体重関係を示すのにしばしば用いられているアロメトリー式

$$\text{体重} = a \times \text{全長}^b \quad (a, b \text{ は定数}) \quad \cdots (I)$$

を用いた。(。) 式の両辺の自然対数をとると、次式

$$\ln \text{体重} = \ln (a) + b \times \ln \text{全長} \quad \cdots (II)$$

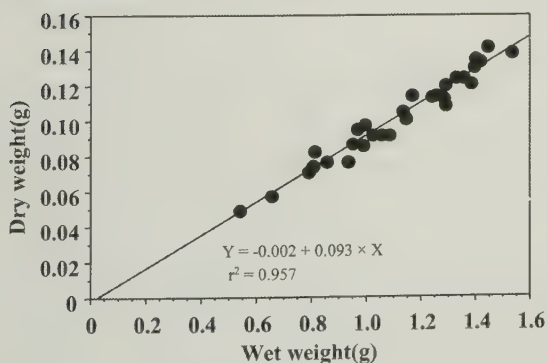


Fig. 4-2. Relationship between wet-weight and dry-weight of *Conger myriaster leptocephali* (N=30) collected in Sagami Bay on April 27, 2002.

が得られる。したがって、全長と体重のデータがアロメトリー式にあてはまるものと仮定すれば、全長と体重の対数値は直線回帰することになり、(II) 式のb値は一次式の傾きとなる。そこで、得られた全長と湿重量のデータは対数値 (自然対数) に変換し、採集場所別に「 $\ln$ 湿重量」と「 $\ln$ 全長」の回帰分析を行い、b値を算出した。

結 果

マアナゴ葉形仔魚期の湿重量と乾重量の両者は高い相関 ($r^2=0.957$) がみられたので (Fig.4-2)、葉形仔魚の体重として「湿重量」を用いることとした。

採集された海域別に「 $\ln$ 湿重量」と「 $\ln$ 全長」の回帰分析を行った。その結果、東京湾内湾および外湾、相模湾中央部、東シナ海から関東の黒潮流軸～内側域での回帰直線は、いずれも傾きの95%信頼区間が正值の範囲にあり、有意な回帰を示した (Fig.4-3)。回帰直線の傾き、すなわちアロメトリー式のb値は、東京湾内湾で4.054、東京湾外湾で3.176、相模湾中央部で3.075、東シナ海から関東の黒潮流軸～内側域で2.649となった。

論 議

湿重量と乾重量には高い相関がみられ、湿重量が大きい個体は単なる水膨れにより重量が大きいのではないことが明らかとなった。葉形仔魚の体の大部分は透明なゼラチン質の細胞間物質で占められており、その主成分はグリコサミノグリカン (以下GAGと略す) である (Pfeiler, 1984b)。このGAGは変態時に使われるエネルギー源であるので (Pfeiler, 1986)、栄養状態すなわちエネルギー蓄積の指標として体サイズを見る場合は、全長より湿重量を使う方が適切である。

葉形仔魚が単なる相似形で大きくなるのであれば、体重は全長の3乗で回帰することになり、この場合、アロメトリー式のb値は3となる。また、b値が3未満の場合は「体重より全長が大きくなっている」ことを示し、逆にb値が3を超える場合は「全長よりも体重が大きくなっている」ことを示すことになる。Donnelly *et al.* (1995) は、アナゴ科ゴテンアナゴ属 *Ariosoma balearicum* の葉形仔魚の核酸をはじめとする体成分を分析し、その成長に2段階あることを示唆した。すなわち、「細胞数を増やし、体重より全長が増える」始めの段階 (phase I a) と、続く「細胞外基質を増やし、全長より体重が増える」段階 (phase I b) である。

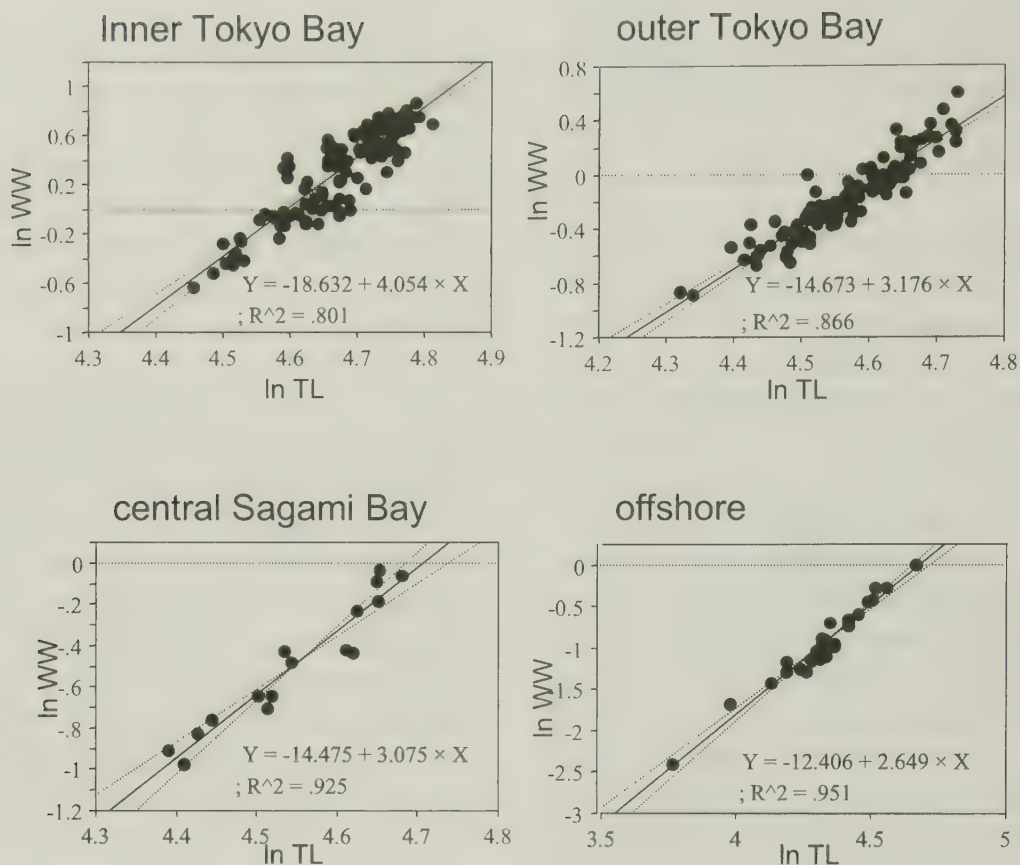


Fig.4-3. Relationship between total length (TL) and wet weight (WW) of *conger myriaster* larvae collected in inner Tokyo Bay, outer Tokyo Bay, central Sagami Bay, and offshore from the Kuroshio mainstream to coastal side of the Kuroshio.

Donnelly *et al.* (1995) の成長段階区分に、前述のアロメトリー式の b 値が示す全長と体重の成長関係をあてはめると、 b 値が 3 未満の場合が "phase I a"、 b 値が 3 を超える場合は "phase I b" に該当するものと考えることができる。以上により、採集海域別に算出された b 値を用いて、マアナゴ仔魚の接岸回遊段階と成長の関係を以下に論議する。黒潮を離脱し接岸回遊の途上にある「東シナ海から関東の黒潮内側域」の葉形仔魚 ($b=2.649$) は "phase I a" の段階にあるが、沿岸域に來遊して内湾域へと入る段階の葉形仔魚 (相模湾中央部: $b=3.075$ 、東京湾外湾: $b=3.176$) では "phase I a" から "phase I b" への過渡的な段階を迎える。その後、内湾域へと入ると (東京湾内湾: $b=4.054$)、"phase I b" となり伸長期の葉形仔魚として最終的な成長を行う。このように、マアナゴ葉形仔魚の体成長パターンは外洋から沿岸域への回遊のプロセスに対応したものであり、成長と餌料環境が密接な関係があることを考えれ

ば、海域の生産力に対応した成長パターンを持つと考えられる。

第5章 葉形仔魚の耳石の微細構造と微量元素分布

Pannela (1971) が初めて魚類の耳石に日周輪が存在することを報告して以来、魚類の初期生活史を日レベルで解析することが可能となった。マアナゴ葉形仔魚では Tanaka *et al.* (1987) が初めて耳石の微細な輪紋構造を報告し、その後、輪紋の日周性の確認 (Mochioka *et al.*, 1987)、詳細な構造の記載 (Lee and Byun, 1996)、微量元素分布 (Otake *et al.*, 1997) の研究などが行われており、特に変態期に形成される構造については詳細な記載が行われている。さらに、不明な点が多いマアナゴの初期生態についての情報を得る目的で、沿岸域に來遊した葉形仔魚の耳石微細構造の解析により、産卵期、沿岸に來遊するまでの日数、

Table 5-1. *Conger myriaster* *leptocephali* used for otoliths observations. Sampling locality, sampling date, sampling gear, number of specimens.

Sampling locality			Sampling date	Gear	No. of individuals
Coastal area	Yatsushiro Sea	off Yatsushiro city, Kumamoto	Feb. 19, 1997	Takehaze ^a	20
	Yatsushiro Sea	off Yatsushiro city, Kumamoto	Mar. 23, 1997	Takehaze ^a	20
	Yatsushiro Sea	off Yatsushiro city, Kumamoto	Apr. 24, 1997	Takehaze ^a	20
	Yatsushiro Sea	off Yatsushiro city, Kumamoto	May 9, 1997	Takehaze ^a	11
	Tosa Bay	off Haruno town, Kochi	Apr. 2, 2002	Boat seine	10
	The Seto Island Sea	off Shimotsui town, Okayama	Apr. 24, 2001	Boat seine	10
	Sagami Bay	off Hayama town, Kanagawa	Mar. 17, 2001	Boat seine	15
	Sagami Bay	off Hayama town, Kanagawa	Apr. 27, 2001	Boat seine	30
	Tokyo Bay	off Futtsu, Kanagawa	Feb. 21, 2001	Boat seine	62
	Sendai Bay	off Ishinomaki city, Miyagi	May 17, 1999	Midwater trawl	16
Subtotal				214	
WNP-KO	37°30'-39°35'N, 147°30'-150°45'E	May 28-Jun. 9, 1999	MOHT	9	
ECS (Continental Shelf)	31°25'-31°45'N, 125°55'-126°23'E	Apr. 4, 1997	Otter trawl	12	
ECS (Kuroshio mainstream)	27°30'N, 126°33'E	Nov. 23, 2000	IKMT	7	

^a Takehaze: a small set net with lattice of bamboo poles.
WNP-KO: Kuroshio-Oyashio transitional area, ECS: East China Sea

成長率などの日齢査定から得られる情報が蓄積されてきた (Lee and Byun, 1996 ; Otake *et al.*, 1997 ; 望岡, 2001 ; 木村, 2003 ; Kimura *et al.*, 2004)。しかし上記先行研究では、接岸回遊のプロセスに対応した環境等の履歴を再現するまでには至っておらず、さらに詳細な生態情報や生態と対応した耳石構造などの知見が必要である。本章では、耳石微細構造をさらに詳細に記載し、第2章から第4章で明らかとした葉形仔魚の接岸回遊過程と耳石構造との関係を明らかにする。

1 マアナゴ葉形仔魚の耳石微細構造

材料と方法

1) 供試魚

耳石微細構造の観察に供した葉形仔魚は、沿岸域の標本として九州から東北にいたる各地沿岸域で採集された伸長期から変態期のマアナゴ葉形仔魚214個体、沖合・外洋域の標本として黒潮親潮移行域で採集された9個体、東シナ海の大陸棚上で採集された12個体、東シナ海の黒潮流軸付近で採集された7個体である (Table 5- 1)。沿岸域での供試魚は、主としてシラス船びき網、竹羽瀬網 (潮流を利用した小型の定置網) 等の漁業の混獲物から得たが、東京湾では神奈川県水産技術センターが実施した船びき網による調査、仙台湾では宮城県水産研究開発センターが実施した中層トロール網による調査による採集物から得た。

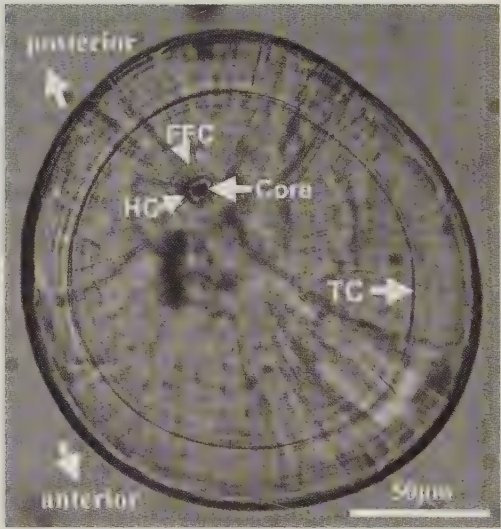


Fig.5-1. *Conger myriaster* in fully grown *leptocephalus* stage. Sagittal otolith viewed with transmitted light microscope (X300) . HC: hatch check, FFC: first feeding check, TC: trigger check. See text for details of signs.

2) 耳石微細構造の観察

頭骸骨内にある内耳から耳石 (扁平石 ; sagitta) を実体顕微鏡下で摘出し、脱イオン水と95%エタノールでそれぞれ1回洗浄した後、スライドガラス上にシアノアクリレート樹脂で包埋した。包埋した耳石は、800~2000番の耐水研磨紙およびダイヤモンドペーストで核直前まで研磨した後、全体の構造を確認するために光学顕微鏡で観察を行った。その後、核が表出

するまで研磨してから0.05規定の塩酸で30秒間エッチングを行い、再度光学顕微鏡で観察した。一部のサンプルは、さらに金コーティングを施し、走査電子顕微鏡で詳細な微細構造の観察を行った

結 果

1) 光学顕微鏡による観察

最大伸長期のマアナゴ葉形仔魚の耳石の光学顕微鏡像をFig.5- 1 に示す。耳石研磨面上での方向は、内耳に収まっていた状態の耳石の向きを基準として、吻に向く方向を「前方」を、尾部に向く方向を「後方」として示した。耳石のこの写真に示されるように、耳石中心部には核が存在し、その周辺を孵化時に形成され

たと考えられる孵化輪 (HCと略す[Hatch check]) が取り囲んでいる。孵化輪の外側には不明瞭な輪紋が数本続いた後に摂餌開始時に形成されたと考えられる明瞭な輪紋 (FFCと略す[First feeding check]) が見られる。FFCまでの耳石成長は核を中心に同心円状だが、その後は前方に成長が良く、後方の成長は悪いため、耳石全体で見ると後方に偏心した構造となる。沿岸域で採集された大部分の個体の耳石には、黒い1本のリングとしてはっきりと認識できる輪紋の不連続帯 (このような構造はCampana and Neilson (1985) によりチェック (check) と称されているため、以下本論文では「チェック」と呼ぶ。) が観察された (Fig.5- 1)。このチェックは低倍率観察でも十分識別可能な程明瞭であり、耳石全体を観察すると、チェックを境界として、

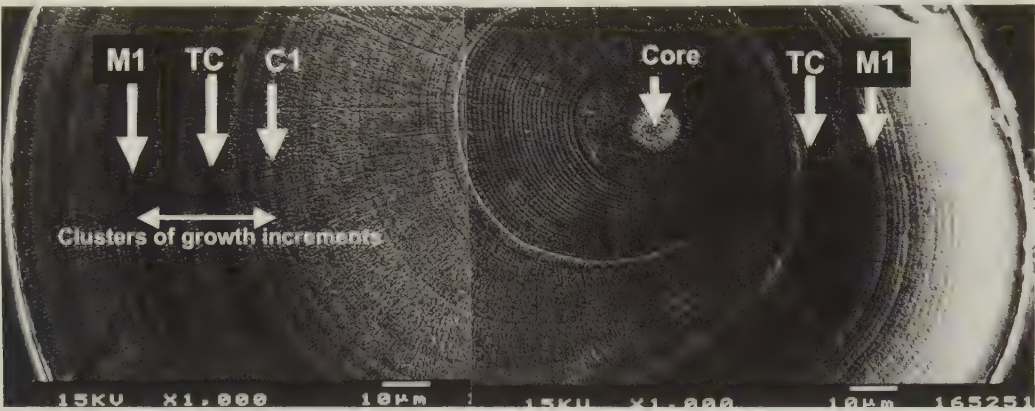


Fig.5-2. SEM photograph showing the otolith microstructure of *Conger myriaster* in early metamorphic stage. C1: most inner part in "clusters of growth increments (Lee and Byun, 1996)", TC: trigger check (see Fig.5-1.) , M1: first increment in metamorphic zone in which the width of growth increments increases. See text for details of signs.

Table 5-2. Sampling areas, numbers and sizes of *Conger myriaster* leptocephali in which characteristic structures were observed in the otoliths.

Sampling area	No. of individuals TL(mm) range	CL ^a in otolith	TC ^b in otolith
		No. of individuals TL(mm) range	No. of individuals TL(mm) range
Coastal area	214	214	202
	77.4-133.1	77.4-133.1	93.4-133.1
WNP-KO	9	7	3
	89.3-110.1	92.1-109.6	100.4-109.6
ECS (Continental Shelf)	12	12	0
	83.1-97.5	83.1-97.5	-
ECS (Kuroshio mainstream)	7	2	0
	55.8-97.5	82.8-97.5	-

^aCL: "clusters of growth increments (Lee and Byun, 1996)", see Fig.5-2.

^bTC: "trigger check", see Fig.5-1.

WNP-KO: Kuroshio-Oyashio transitional area, ECS: East China Sea

後方の耳石成長が急激に良くなり、チェックの外側では前方と後方の耳石の成長幅は同程度となった (Fig.5-1)。個体によっては複数のチェックが見える場合があったが、耳石の成長方向の変化を指標とすれば共通構造のチェックは容易に認識できた。「チェック」はこのような特徴的な構造であるが、マアナゴの耳石では、構造を記載した Tanaka *et al.* (1987) と Lee and Byun (1996) のいずれの論文においても記載が無いため、本研究において「TCマーク[Trigger check]」と新たに名称を与えた。

2) 走査電子顕微鏡による観察

Fig.5-2 に変態期初期の個体の耳石の走査電子顕微鏡による観察像を示した。中心部からTCマーク手前までは明瞭な日周輪 (Mochioka *et al.*, 1989) が認められた。光学顕微鏡により観察されたTCマークは、深くエッチングされており、構造微細輪紋が数本集合し不明瞭となる「微細輪紋の集合帯; clusters of growth increments (Lee and Byun, 1996)」の一部をなしていた。「微細輪紋の集合帯」の一番内側の1本目を、ここでは「C1」と呼ぶ (Fig.5-2)。「微細輪紋の集合帯」は、Lee and Byun (1996) にない、以下「クラスター構造」と呼ぶことにする。クラスター構造の外側では輪紋間隔が2倍以上に拡がり明瞭な輪紋構造が見られた。輪紋間隔が拡がる部分は、肛門の前進が始まった変態期の個体にのみ認められ、Tanaka *et al.* (1987) と Lee and Byun (1996) が示唆したとおり変態期に形成される構造であることがわかった。この輪紋間隔が拡がり始める部分に相当する1本目の輪紋をここでは「M1」と呼ぶ (Fig.5-2)。また、前述のTCマークは大部分の個体で「M1」よりも内側に認められた。

3) 特徴的な構造を指標とした耳石の成長段階区分

以上述べてきたマアナゴ葉形仔魚の耳石に共通してみられる特徴的な構造をFig.5-3 に模式的に示す。これらの共通構造を指標として、マアナゴ仔魚耳石の成長段階は以下の4段階に区分された。

- L1a: クラスター構造が形成されていない段階 (C1なし)
- L1b: クラスター構造が形成されているがTCは無い段階 (C1あり)
- L2: TCが形成されているが変態期輪紋は無い段階 (M1なし)
- M: 変態期輪紋が形成されている段階 (M1あり)

4) 葉形仔魚の採集場所による構造の差異

沿岸域で採集された伸長期のマアナゴ葉形仔魚の耳石にはすべてクラスター構造が認められた (Table 5-2)。沖合で採集された葉形仔魚では、黒潮親潮移行域の9個体のうち7個体、東シナ海大陸棚上の12個体のすべて、東シナ海の黒潮流域で採集された7個体のうち全長80mmを超える2個体にもクラスター構造が認められた (Table 5-2)。黒潮親潮移行域で採集された2個体と東シナ海の黒潮流域の観測点で採集された全長50-60mm台の5個体の耳石には中心部から縁辺まで明瞭な輪紋が続き、クラスター構造が確認できなかった。

沿岸域で採集された個体の耳石の大部分はTCマークが認められたが、全長90mm台以下の個体にはTCマーク形成前と見られる段階のものが12個体認められた (Table 5-2)。一方、黒潮親潮移行域で採集された葉形仔魚では9個体中3個体にTCマークが認められたが、東シナ海では大陸棚上の12個体と黒潮流域で採集された7個体のいずれにもTCマークが確認できなかった (Table 5-2)。

2 耳石微細構造に対応した微量元素の変動

材料と方法

材料としたマアナゴ葉形仔魚は、熊本県八代海で1996年5月2日に採集された、肛門の前進が始まったことが視覚的に確認される変態期初期の4個体 (全長92.8-102.3mm) である。前述の光学顕微鏡観察と同様の処理方法で耳石の核を含む面を鏡面研磨した。研磨後、耳石表面にカーボン蒸着を施し、波長分散型X線

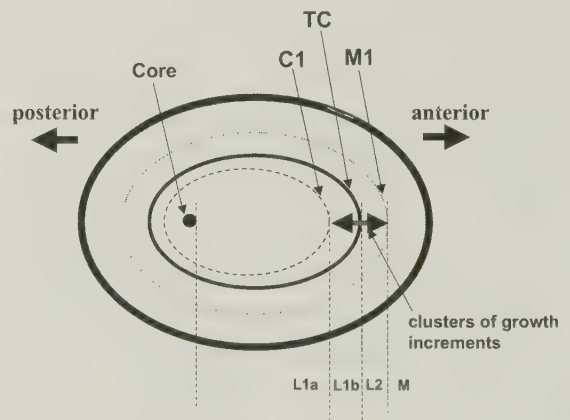


Fig.5-3. Schematic diagram of the otolith microstructure of *Conger myriaster* in early metamorphic stage. See text for details of signs.

マイクロアナライザー (JEOL JXL-8900M) によってストロンチウム (Sr) とカルシウム (Ca) の定量分析を行った。測定条件は以下の通りである。加速電圧: 15kV、ビーム径: 1 μ m、測定時間: 10秒; 標準試料: CaSiO₃, SrTiO₃。Sr/Ca $\times 10^3$ で表した数値を以下、Sr/Ca比と呼ぶ。

測定は核から耳石成長が良い方向 (前方) に縁辺部まで引いたライン上で行い、TCマークを中心として核方向に24 μ m、縁辺方向に32 μ mの範囲を4 μ m間隔でSrとCaの定量を行った。さらに1回目の測定ラインと平行に2本ラインを追加して同様の測定を行い、1点につき3回分の測定値を得た。その3回の平均値からSr/Ca比を算出した。

結 果

Fig.5- 4 に、4 個体の耳石の核方向から縁辺にいたる元素定量分析から算出されたSr/Ca比を、TCマークでそろえて平均した結果を示した。TCマークより内側 (核方向) の点では12-13で安定していたが、TCマーク上で15程度に急上昇してピークを形成した。TCマークより外側 (縁辺方向) の点では11-12と小さくなり、縁辺近くではさらに10以下となった。

4 個体を平均化したSr/Ca比を示したFig.5- 4 では、TCマーク前後の変動が平滑化されているため、4 個体のうちの1 個体のSr/Ca比変動を、"C1"、"TCマーク"、"M1"の構造と対比させてFig.5- 5 に示した。C1までは同比は12から14の範囲で変動していたが、クラスター構造に入ると16程度に急上昇し、TCマークでピークに達して約17であった。その外側ではいったん

12程度まで急降下し、M1で再度14くらいまで上昇して小さなピークを形成した。その外側では減少していき縁辺付近では9 程度になった。

論 議

1) クラスター構造の形成要因

Lee and Byun (1996) は、韓国沿岸に來遊したマアナゴ葉形仔魚の耳石に観察された「クラスター構造」は、東シナ海の大陸棚を回遊している時に形成されたものと推測した。本研究で調べた日本沿岸各地で採集されたマアナゴ葉形仔魚の耳石にも例外なく「クラスター構造」は見られることから (Table 5- 1)、その形成には接岸回遊に関わるイベントが関係している可能性が高いと考えられた。

接岸回遊開始前にある東シナ海の黒潮流軸付近で採集された個体には、「クラスター構造」がある個体とない個体が混在していたが (Table 5- 2)、クラスター構造が認められたのは、全長80mmを超える2 個体に限られていた (Table 5- 2)。黒潮流軸付近に分布するマアナゴ葉形仔魚では、全長60mm以下の個体は水深100m以浅、全長60mm以上の個体は水深100-300mの深い層に分布することが示唆されており (第2章; Fig.2- 15)、クラスター構造が見られた2 個体は低水温の深い層に分布していた可能性が高い。また、沿岸域ではすべての個体にクラスター構造が見られたが (Table 5- 2)、仔魚が沿岸域に現れる水温条件は16℃ 以下の低水温であることから (第3章参照)、クラスター構造は低水温域で形成されるものと考えられる。したがっ

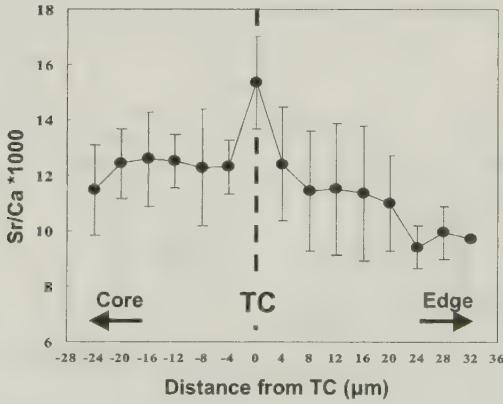


Fig.5-4. *Conger myriaster* in early metamorphic stage. Profile of the otolith Sr:Ca concentration ratios averaged around trigger cheek "TC". Error bars indicate standard deviation (N=4).

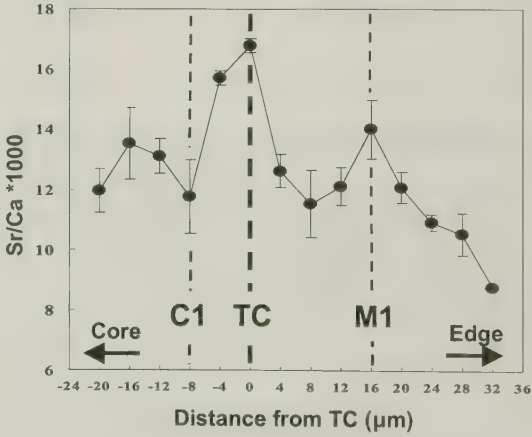


Fig.5-5. Profile of the otolith Sr:Ca concentration ratios of a *Conger myriaster* in early metamorphic stage. Error bars indicate standard deviation (N=3). Vertical broken lines indicate positions of characteristic structures shown in Fig.5-3.

て、クラスター構造は葉形仔魚が黒潮を離脱して高水温域から低水温域へと接岸回遊を行う過程（第2章、第3章）で形成されたものと言える。

大西洋から地中海に分布するマアナゴの近縁種の *Conger conger* の葉形仔魚の耳石には微細輪紋が不明瞭となる "diffuse zone" が存在することが知られているが (Correia *et al.*, 2002; Antunes and Correia, 2003)、マアナゴ耳石の「クラスター構造」は耳石日周輪が不明瞭となる点で "diffuse zone" に似る。Correia *et al.* (2002) は、"diffuse zone" はリズミカルな日周鉛直移動が止んだときに耳石日周輪紋形成が乱れて形成され、浅海域に到達した時に形成されるものと推測した。マアナゴ葉形仔魚の耳石に見られるクラスター構造は、高水温域から低水温域に移動してから形成されるものと考えられ、沖合で採集された個体にも見られることから、沿岸域に到達後に形成されるのではなく、分布水温の変化による日周鉛直移動パターンなどの生態的事象の変化に対応している可能性が示された。

2) TCマークの形成要因

TCマーク周辺におけるSr/Ca比の変動を見ると、その値はTCマークでピーク値を示す (Fig.5-4)。個別にSr/Ca比変動を見ると、TCマークの外側では一旦減少するが再度M1でピークを示した後に減少している (Fig.5-5)。Sr/Ca比は水温や塩分などの環境履歴を反映することが多くの例で知られているが (Radtke, 1989; Radtke *et al.*, 1990; Secor, 1992; Townsend *et al.*, 1992; Secor *et al.*, 1995; Townsend *et al.*, 1995)、沿岸域と沖合の黒潮親潮移行域の環境が大きく異なる海域でTCマークがある個体とない個体が同時に採集されており (Table 5-1)、TCマーク周辺でのSr/Ca比の変動が外部環境変化にともなったものとは考えにくい。

大西洋に生息する *Anguilla anguilla* と *Anguilla rostrata* のシラスウナギの耳石には明瞭なチェックがあり、「変態開始」を意味するものとして "metamorphosis check (MC)" すなわち「変態チェック」と称されている (Lecomte-finiger, 1992; Tzeng *et al.*, 1994; Wang and Tzeng, 1998)。この"MC"は本研究で示した"TCマーク"と非常によく似た構造であるが、TCマークは変態開始時の輪紋と推定される"M1"よりも内側に形成され、外部形態からは伸長期と判断される多くの個体で既に形成されていたことから、「変態開始」を意味する構造と解釈することには疑問の余地がある。Otake *et al.* (1997) は、マアナゴ耳石のSr/Ca比がピーク値から減少していく理由を、ス

トロンチウムと親和性が高いグリコサミノグリカン（以下GAGと略す）が変態の進行に伴って分解される現象 (Pfeiler, 1984) と連動するためと推測している。TCマークが変態開始を意味するものであれば、TCマーク形成後の葉形仔魚では体制の作り替えにともなう主要な細胞外基質であるGAGが減少していくはずであるが、実際には、TCマークは最大伸長期に達する前の段階の葉形仔魚の耳石に形成されている。最大伸長期に達する直前の段階では細胞外基質の増加により体重が大きく増加することから (Donnelly *et al.*, 1995) (第4章参照)、TCマーク形成後の最大伸長期に達するまでの期間はむしろGAGをさかんに合成蓄積している段階と考えられる。したがって、TCマーク上でSr/Ca比がピーク値を示しその後減少する現象は、変態の進行と同期してGAGとSr/Ca比が減少する現象 (Otake *et al.*, 1997) とは別個のメカニズムによるものであろう。

Toole *et al.* (1993) は、Dover soleの変態前の仔魚の耳石縁辺付近にSr/Ca比のピークがあることを報告し、成長段階の変化にともなうストレスが起因するものと推測した。マアナゴ仔魚においても、Sr/Ca比のピークを形成するTCマークを境界として耳石の成長方向も変化していることから、成長段階が変化したことが示唆されるが、その変化は形態的な変態が始まる以前に起こるものである。したがって、変態直前の仔魚体内で何らかの劇的な生理的な変化が起こり、その結果、TCマークが形成されたものと考えられる。しかし、ウナギ *Anguilla japonica* では、Sr/Ca比のピークが変態開始を意味するものと推測されており (Arai *et al.*, 1997)、TCマークが *Anguilla anguilla* と *Anguilla rostrata* に見られる変態チェック"MC"と非常に似た構造であることを考えあわせると、マアナゴ耳石に見られるSr/Ca比のピークは、変態開始を直接意味するものではないにせよ、「変態」に関連する前兆的現象である可能性は否定できない。TCマークがどのような成長段階区分を意味するのかについては、第6章において飼育実験の結果もふまえて詳しく議論する。

第6章 葉形仔魚の変態開始条件

葉形仔魚の変態に関する研究は多いが、劇的な形態変化が起こる変態開始後のプロセスに注目したものが主体である。マアナゴについては、変態の進行にともなう形態と行動の変化 (窪田, 1961; 内田, 1964; 浅野ら, 1978; 渡辺ら, 2004)、甲状腺ホルモンの動態 (Yamano *et al.*, 1990)、耳石の成長パターンと微量

元素変動 (Lee and Byun, 1996; Otake *et al.*, 1997) などが詳細に調べられている。一方、変態開始時点に着目した研究例は、形態変化にともなう耳石の微細構造と微量元素の変化に関するもの (Lee and Byun, 1996; Otake *et al.*, 1997; Arai, 1997) に限られている。

仔魚が変態を開始する時期、場所および環境条件は、その後の加入や地理的分布を決める重要な要因である。特に葉形仔魚は、極めて長期の浮遊期間を過ごすことから、変態開始のタイミングが加入の成否に及ぼす影響は顕著であろう。沿岸域に來遊したマアナゴ葉形仔魚が、その場で変態を開始して着底すれば、その海域に加入した初期資源とみなすことができるが、「どのような状態の葉形仔魚がどのような場所で変態を開始するのか」という問題については不明な点が多い。

そこで本章では、マアナゴ葉形仔魚を飼育条件下で変態開始が誘導される条件を検討することによって仔魚自身に起因する内的な要因を推定し、その結果を実際のフィールドに適用して外的な環境要因を推定することによって、変態開始条件を内的要因と外的要因の両面から把握することを目的とする。

なお、「変態」は内分泌に支配された現象であり、本来「変態開始」は内分泌学的な変化として記述されるべきであるが、その仕組みは解明されていない (Yamano *et al.*, 1990; Pfeiler, 1999)。一般に変態は「形態の変化」と理解されているが、形態的な変化が起これば摂餌や遊泳行動といった生態的な変化を引き起こすものと考えられる。したがって本論文では、「変態開始」を生態と関連付けて理解するために、内分泌学的な変化ではなく、「外部からとらえることが可能な形態的な変化が始まること」を変態開始の定義とする。

1 内的要因による葉形仔魚の変態開始の把握

変態前の葉形仔魚を同一の環境下において飼育し、変態する個体としない個体を分離できれば、外部環境による影響をすべての実験個体で同一とすることができるため、変態開始は葉形仔魚自身の「内的な要因」によるものと考えることができる。そこで本節では、マアナゴ葉形仔魚を採集して水槽中に収容し、無給餌の飼育条件下で変態開始の有無を調べた。

材料と方法

1) 供試魚

2001年3月18日に相模湾沿岸域の神奈川県三浦郡葉

山町地先 (35° 16' N, 139° 34' N) でシラス船びき網漁船により採集されたマアナゴの葉形仔魚31個体を用いた。採集場所の水深は13m、水温は12.8℃ で、魚群探知機によって葉形仔魚と推定される反応は水深3m付近にあった。

葉形仔魚は、0.5t円形流水式パンライト水槽に収容し、水温14.1℃ で2日間馴致した後、変態を開始していない個体を選んで実験に供した。

なお変態開始の判定は、望岡 (2001) に従い、変態にともなう形態変化が最も早く認識できる「肛門の前進」の程度を数値化した肛門前筋節数の総筋節数に対する比 (number of pre-anal myomere / number of total myomere; 以下、PAM/TM値と言う) により行った。すなわち、PAM/TM値0.79以上の個体は変態前の「伸長期」、PAM/TM値0.79未満の個体は「変態期」と判定した。

2) 水槽収容下での変態開始の把握

マアナゴ葉形仔魚の水槽実験は、およそ湿重量1gを境界としたサイズの大小による便宜的な2群に分けて行うこととし、大型群 (A群) (15個体、全長122.5 ± 7.0 mm (平均 ± 標準偏差 以下同じ)、湿重量1.189 ± 0.259 g) と、小型群 (B群) (16個体、全長110.9 ± 7.7 mm、湿重量0.792 ± 0.164 g) をそれぞれ60cm水槽 (約50ℓ) に収容した。大小2群の仔魚を収容した2つの水槽は、隣同士に並べて直射日光が当たらない屋内に設置し、自然光条件で実験を行った。2つの

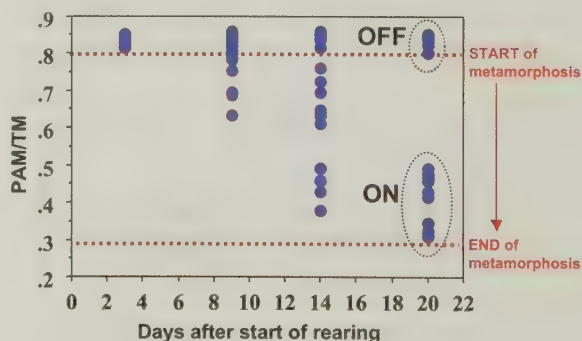


Fig. 6-1. Daily changes of *Conger myriaster* leptocephali in ratios of pre-anal myomere to total myomere (PAM/TM) after rearing without feeding. The leptocephali were divided into two groups in 20 days after the start of rearing: about one-third of which started metamorphosing (named "ON" individuals) and the rest remained at leptocephalus stage (named "OFF" individuals).

水槽には同一系統の海水を同時に引き込んで流水方式とし、2時間あたりの流入水量が水槽内の海水体積とほぼ等しくなるようにした。飼育海水は、神奈川県横須賀市長井地先から取水した海水を砂ろ過したものをうい、水温の調整は行わなかった。実験中の水温範囲は14.1-15.0℃であった。

葉形仔魚の採集日を0日として、2日目、9日目、14日目、20日目に全実験魚を水槽から取り上げ、0.1% Phenoxy-ethanol海水中で麻酔した後、PAM/TM値を測定した。測定後は速やかに元の水槽に戻した。なお個体識別はしなかった。

結 果

Fig.6- 1 にA群とB群の2群を合わせた31個体のPAM/TM値が、水槽収容後の日数とともにどのように変化したか示した。水槽収容2日目の時点では、全ての個体でPAM/TM値は0.8以上あり、変態開始前の

伸長期と判断された。9日目にはPAM/TM値が0.63～0.79の範囲にある6個体が出現し、変態を開始したことが確認された。14日目には最もPAM/TM値が低い個体は0.38となり、変態期とみなされる0.79未満の個体は11個体に増加した。14日目の測定終了後、B群の水槽でオーバーフロー事故が発生し、収容していた16個体中の8個体が流失したため、以降の仔魚総数は23個体となった。20日目には、9日目の時点で変態開始していた11個体の数値は0.31～0.48の範囲となり変態が進行したが、新たに変態開始する個体は出現せず、変態した個体としない個体が明瞭に分かれた(Fig.6- 1)。すなわち、実験開始時点では全て伸長期であり、外見では区別がつかないが、これらの中に変態を開始できる個体(以下ON個体と呼ぶ)とできない個体(以下OFF個体と呼ぶ)が混在していたことになる。また、大型個体(A群)のON個体は15個体中11個体(73.3%)であったが、小型個体(B群)にはON個体は含まれていなかった(0%)。すなわちON/OFFの

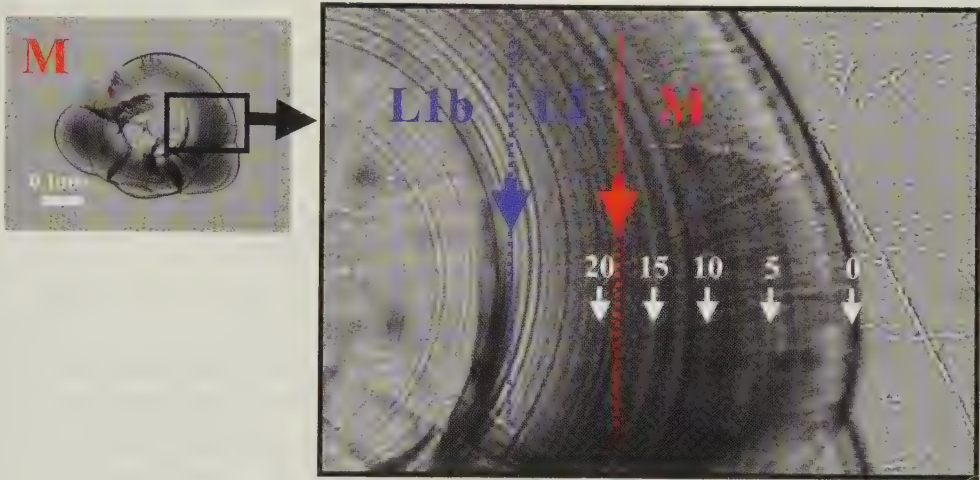


Fig.6-2. Otolith microstructure at the start of rearing was estimated by back-calculation for 20 days using daily growth increments. Photograph shows "M" stage of otolith of "ON" individual after the 20 days rearing, which was "L2" stage of otolith at the start of the rearing.

Table 6-1. Otolith growth stage of *conger myriaster* defined by existence of characteristic microstructure (see Fig. 5-3) The stage at the start of rearing was estimated by back-calculation for 20 days (i. e the duration of rearing) using daily growth increments. Red and blue characters indicate ON and OFF individuals, respectively.

Otolith growth stage	L1b	L2	M
START	13	10	0
END	9	4	10

“ON” individuals

“OFF” individuals

差はサイズに依存したものであり、その境界はおおよそ湿重量 1 gであった。

2 飼育実験開始時点で内的要因により変態開始が誘導されている個体を判別する指標の検討

飼育実験終了後に、実験の開始時点にさかのぼって変態開始が内的に誘導されていたのか否かを判定するためには、個体の履歴が保存されている部位を用いて検討する必要がある。そこで本節では、日レベルで成長履歴を保持している耳石が指標となり得るか検討した。

材料と方法

実験終了後に、流失した 8 個体を除く 23 個体の葉形仔魚から耳石を摘出し、微細構造を観察した。仔魚耳石が、第 5 章で示した耳石微細構造による成長段階区分 (L1a, L1b, L2, M) のどの段階にあるか判定した後に、耳石縁辺から日周輪紋を 20 本内側にたどって実験開始時の耳石成長段階を推定した (Fig.6-2)。

結 果

Table 6-1 に実験終了後と逆算推定した実験開始時の耳石の成長段階 (L1a, L1b, L2, M) を示した。ON 個体の耳石は、実験開始時には全て L2 と推定されたのに対して、OFF 個体の耳石は実験開始時には全て L1b と推定され、ON/OFF の両者は耳石微細構造によって明確に区別された。L1b 段階と L2 段階の違いは耳石に TC マークの有無であり (第 5 章参照)、20 日間の実験中に変態を開始した ON 個体は水槽収容の時点ですでに耳石に TC マークが存在していたことが明らかになった。したがって耳石の「TC マーク」は、飼育実験開始時点で内的要因により変態開始が誘導されている個体を判別する指標として有効であった。

3 内的要因により変態開始が誘導された葉形仔魚の核酸比

内的要因により変態開始が誘導された個体 (ON 個体) は、実際に変態が始まる前であっても体内で生理的な変化が起きている可能性が高い。また、仔魚の核酸比 (RNA/DNA 比) は耳石成長に反映されることが知られている (Clemmsen and Doan, 1996)。本節では、内的な変態開始誘導の有無 (ON/OFF) を耳石構造により判定し (前節参照)、葉形仔魚の栄養状態や成長段階の生化学指標として用いられている核酸比

(RNA/DNA 比) (Donnelly *et al.*, 1995; Bishop *et al.*, 2000) について ON・OFF 個体間での比較を行う。

材料と方法

1) 供試魚

前節と同様に、2001 年 3 月 18 日に相模湾沿岸域の神奈川県三浦郡葉山町地先 (35° 16' N, 139° 34' N) から、シラス船びき網漁船により採集されたマアナゴ葉形仔魚を用いた。仔魚は採集後生かした状態で速やかに実験室に持ち帰り、0.1% Phenoxy-ethanol 海水中で麻酔の後、全長、湿重量、PAM/TM 値を測定した。PAM/TM 値が 0.8 以上の確実に変態開始していないと判断される 15 個体を分析用サンプルに選び、速やかに -80℃ で冷凍保存した。

2) 内的な変態開始誘導の有無 (ON・OFF) の判別

まず、冷凍保存の葉形仔魚を凍結状態のまま胸鰭基部で切断した。体幹部はそのまま凍結し、切り離した頭部は 95% エタノールで固定した。頭部から耳石を摘出し、5 章の方法で研磨処理して耳石微細構造の観察を行った。前節の結果にしたがって、耳石に TC マークが観察される個体は "ON 個体"、観察されない個体を "OFF 個体" と判定した。

3) 核酸比の測定

核酸量 (DNA、RNA 量) 測定には頭部を除いた体幹部を用い、凍結状態 (-80℃) のまま粉砕の後、粉末状にしてよく攪拌した。冷凍粉末化したサンプルは、個体毎に DNA 量、RNA 量を測定した。DNA、RNA の定量は、Schmidt-Thaunhauser-Schneider 法 (STS 法) を、水野 (1969)、嶋田、寺山 (1975) が一部改良した STS 変法に準じて、中野 (1988) の手順に従って行い、核酸比 (RNA/DNA 比) を算出した。

結 果

15 個体の葉形仔魚の耳石微細構造の観察の結果、10 個体が ON、5 個体が OFF と判定された。ON/OFF の群別に RNA/DNA 比の値を比較したところ (Fig.6-3)、ON 個体が有意に高い値をとることがわかった (t-test; $p < 0.05$)。

4 東京湾における変態開始海域

マアナゴの主要な漁場となっている東京湾においては、葉形仔魚は必ず湾内に来遊してくるはずであり、

来遊後に変態・着底する場所が存在するものと考えられる。そこで東京湾の湾口部で葉形仔魚の分布と発育段階（変態の有無）を調べることで、外的な環境要因による変態開始条件を検討した。

また、マアナゴ葉形仔魚の天然海域での餌料としては、尾虫類（オタマボヤの仲間）が一日に数回脱ぎ捨ててゼラチン質の胞巣（ハウス）が知られている（Mochioka and Iwamizu, 1996 ; Sato *et al.*, 2001）。そこで、葉形仔魚調査海域である東京湾における餌料環境を把握するため、内湾域で優占する尾虫類のワカレオタマボヤ *Oikopleura dioica* の分布量の季節変化と葉形仔魚来遊期の東京湾周辺における場所による違いを調査した。

材料と方法

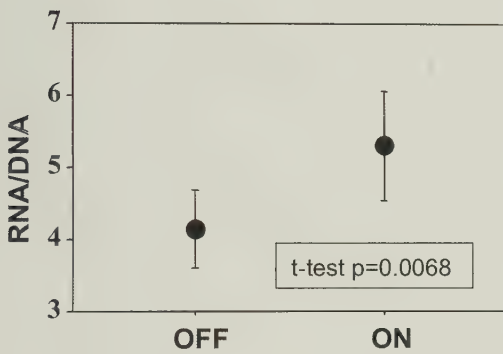


Fig. 6-3. Comparison of RNA/DNA ratios between ON individuals (N=10) and OFF individuals (N=5) distinguished from the otoliths microstructure. Error bars indicate standard deviation.

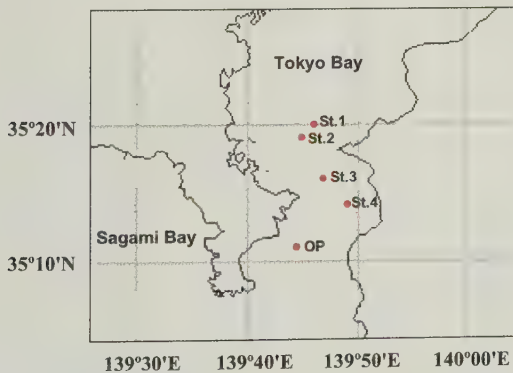


Fig. 6-4. Sampling sites of *Conger myriaster* leptocephali (St.1 - St.4) and their dietary plankton (St.1 - St.4, OP) .

1) 葉形仔魚調査海域

マアナゴの主要な漁場の一つである東京湾の湾口部に4調査定点を設け (Fig.6- 4 [St.1~St.4])、2002年2月5日、2月14日、2月25日、3月8日の4回、神奈川県水産総合研究所が用船した船びき網漁船「第八山茂丸」により、掛け回し方式の一艘びきのシラス船びき網による採集調査を行った。

採集されたマアナゴ葉形仔魚は氷冷下で実験室に持ち帰り、全長、湿重量、PAM/TM値を測定した。

2) 東京湾の餌料環境調査

分布量は、濾水計を装着した口径36cm、目合0.1mmのプランクトンネット (CMS-Oネット ; 伊東, 望岡, 2005) による海底から水面まで鉛直曳きで得られたサンプル中の *Oikopleura dioica* の個体数を計数し、1 m³あたりの個体数として示した。分布量の季節変化は葉形仔魚調査海域の定点St.2 (Fig.6- 4) において、2004年3月8日、4月15日、7月14日、10月29日、2005年1月24日の5回調査した。葉形仔魚来遊期 (2004年3月8日) には、葉形仔魚調査海域の4調査点 (St.1~St.4, Fig.6- 4) に東京湾口に追加調査点 (St.OP, Fig.6- 4) を加えた5調査点においてプランクトン採集を行い、東京湾における分布特性を調べた。また調査海域の海洋構造は神奈川県水産技術センターが毎日Web上で公開している「東京湾口海況図」から得た (Fig.6- 5)。

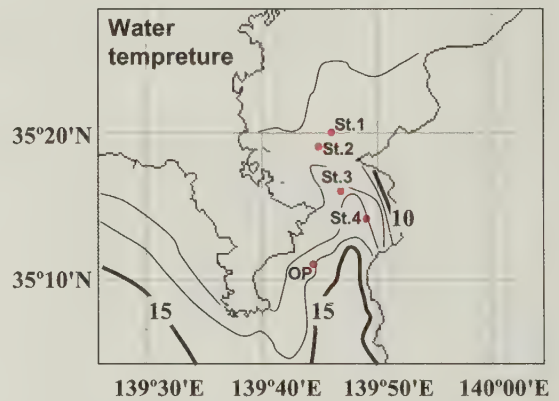


Fig. 6-5. Horizontal distributions of sea surface temperature (°C) and salinity (PSU), March 8, 2004, obtained from "Daily Oceanographic Chart of mouth of Tokyo Bay" drawn by Kanagawa Prefectural Fisheries Technology Center and Chiba Prefectural Fisheries Research Center.

結 果

1) 各調査点での葉形仔魚のサイズと成長段階

Table 6-2 に各調査日での4つの調査点 (St.1~St.4) におけるマアナゴ葉形仔魚の採集数を示し、内数 (括弧内) として変態期 (PAM/TM値<0.79) の個体数を示した。変態期の個体は、観音崎と富津岬を結んだ線の内側 (東京湾内湾) のSt.1およびSt.2のみに出現し、線の外側 (東京湾外湾) のSt.3およびSt.4では伸長期の個体しか採集されなかった。したがって東京湾内湾はマアナゴ葉形仔魚が形態的に変態を始める海域と考えられる。

Fig.6-6 に、調査期間を通じた各調査点で採集されたマアナゴ葉形仔魚の全長 (mm) と湿重量 (g) の平均値を示した。東京湾内湾 (St.1、St.2) の仔魚のサイズは東京湾外湾 (St.3、St.4) のものよりも有意に大きく、成長しながら外海から内湾へと来遊するものと考えられた。また、サイズに依存する内的な変態開始の誘導の有無 (ON/OFF) を湿重量1gを基準にして判定すると (6-1節参照)、変態期を除いた伸長期の葉形仔魚に占めるON個体の割合は、St.1: 94.7%、St.2: 58.0%、St.3: 22.0%、St.4: 32.7%となり、外湾から内湾に入る過程でONとなり変態が開始するものと考えられた。

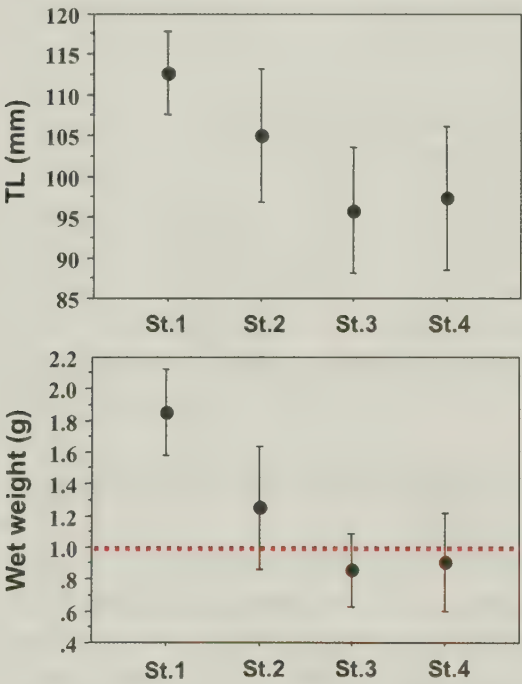


Fig. 6-6. Total length (mm) and wet weight (g) of *Conger myriaster* leptocephali collected at 4 sites in Tokyo Bay (St.1 - St.4, see Fig. 6-4) . Error bars indicate standard deviation.

2) *Oikopleura dioica* 分布量の季節変化および分布特性

2) - 1 季節変化

東京湾湾口部の定点 (St.2) における *Oikopleura dioica* 分布量の季節変化をFig.6-7 に示した。水温が低い冬から春にかけての時期は1 m³あたり600~2000個体の高密度での分布がみられたが、水温が高い夏から秋にかけてはほとんど分布していなかった。また、調査期間を通じて採集された尾虫類は *Oikopleura dioica* 一種であった。したがって、*Oikopleura dioica* 分布量も多い時期に同期してマアナゴ葉形仔魚が湾内に来遊していることが示唆された。

2) - 2 東京湾湾口部における分布特性

東京湾湾口部の5調査点における *Oikopleura dioica* の分布量をFig.6-8 に示した。東京湾の中に入るほど *Oikopleura dioica* の分布量は多く、マアナゴ葉形仔魚にとって東京湾内湾の餌料環境は良好であることが示唆された。また、南端の調査定点 (St.OP) で他種の *Oikopleura* 属がわずかに採集されたが、その他の定点では *Oikopleura dioica* 一種しか採集されなかった。したがって、東京湾においては *Oikopleura dioica* が尾虫類の中で圧倒的な優先種であることが明らかになった。

論 議

1) 内的要因による変態開始の誘導

本章では、変態前の葉形仔魚を同じ条件下で湿重量が約1gを境界とした大小2群に分けて水槽に収容し実験的に形態変化を追跡したところ、変態を開始した

Table 6-2. The number of *Conger myriaster* leptocephali collected at 4 sites (St.1 - St.4, see Fig. 6-4) around mouth of Tokyo Bay from February to March, 2002. Number-s in parentheses indicate the number of metamorphic individuals judged from ratio of pre-anal myomere to total myomere (PAM/TM) less than 0.79.

	St.1	St.2	St.3	St.4
Feb. 5, 2002	0	0	19 (0)	0
Feb. 14, 2002	0	45 (3)	0	12 (0)
Feb. 25, 2002	0	4 (3)	30 (0)	20 (0)
Mar. 8, 2002	50 (31)	30 (4)	10 (0)	17 (0)
Total	50 (31)	79 (10)	59 (0)	49 (0)

個体は大きいグループのみに出現した。変態開始する個体が出現したことは、水槽に収容するという行為が変態開始を妨げる外的刺激とはならないことを意味する。また、飼育実験にともなう外的な刺激は実験魚すべてで同一と見なせることから、実験開始時点において無給餌条件で変態を開始できる個体（ON個体）とできない個体（OFF個体）が混在していたものと考えられ、変態開始の内的なトリガーの存在が示唆された。その内的なトリガーは体成長と関連しており、外的な変態開始を妨げる刺激が無い条件下においても、湿重量が約1gを超えるまで成長しないと内的なトリガーが引かれることはないものと考えられた。

また、実験開始時の耳石構造を日周輪から逆算して推定したところ、変態開始個体（ON個体）の耳石にはTCマークが実験開始以前に形成されていたが、変態しなかった個体（OFF個体）にはTCマーク（第5章参照）が未形成であった。したがってON/OFFの両者は耳石構造の違いにより判別可能であり、内的要因による変態開始の誘導の有無を判定する指標として耳石に形成される「TCマーク」が有効なツールとなることが示された。

さらに、この耳石を指標として判別した2群間で核酸比（RNA/DNA比）を比較したところON個体が有意に高い値を示したことから、変態直前の体内でタンパク合成活性が高まっていることが示唆された。ニシン仔魚でも変態前の時期にRNA/DNA比のピークが存在することが知られており（福田, 1988）、仔魚の変態直前にRNA/DNA比が急激に高まる現象は普遍的なものかもしれない。耳石のTCマークが形成されてから実際に形態的な変態を開始するまでの過渡的な期間は、「変態開始の準備期間」と位置づけられる。

2) 外的要因による変態開始

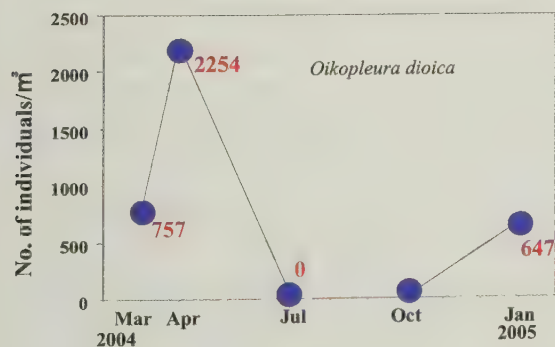


Fig. 6-7. Monthly changes in abundance of *Oikopleura dioica* at St.2 located in inner Tokyo Bay. (see Fig. 6-4.)

東京湾口部での調査の結果、マアナゴ葉形仔魚はどこでも変態を開始するのではなく、富津岬と観音崎を結んだ線以北の東京湾内湾に入ってから変態を開始することが明らかとなった。その海域は相対的に低水温低塩分の浅海域という特長を有しており（Fig.6-5）、内湾域特有の環境が与える外的刺激が変態開始要因となっている可能性が考えられる。茨城県沿岸の常磐海域においても非常に浅い静穏な海域で変態期仔魚が集中して採捕されたことが報告されており（小沼, 1996）、東京湾だけの現象ではない。また、大西洋の葉形仔魚においても、浅い沿岸域の環境が変態開始のメカニズムと関係している可能性が指摘されている（Pfeiler *et al.*, 1990）。一方、沖合の水深5000mを超える黒潮親潮移行域で採集されたマアナゴ葉形仔魚はサイズが大きい個体も含め全て外部形態から見ると変態前であったが（第2章参照）、その耳石にはTCマークが3分の1に存在し（第5章参照）、変態開始可能な成長段階であった。以上から、変態すべき内湾域にたどり着くまでは変態を開始しないものと考えられ、変態開始の最終的なトリガーは外的な要因による可能性が高い。

また、東京湾の変態期の個体は湿重量2gを超えるものも多く、水槽内では変態開始できる最小サイズの湿重量約1gを大きく超えていた。このことは、変態を開始できる内的な条件が整っているにもかかわらず、変態開始の準備期間を延長して葉形仔魚としての成長を続けていたことを示唆しており、前述の黒潮親潮移行域の例もあわせて考えれば、仔魚自身の内的な要因だけでは変態開始の十分条件とはならないことを意味する。

以上を総合すると、内的な要因と外的な要因が両方そろった段階で始めて変態を開始できるものと考えられる。仔魚が最適な着底場所にたどりつくまで変態を

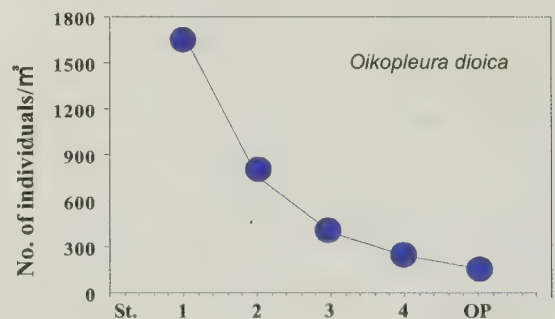


Fig. 6-8. Abundance of *Oikopleura dioica* at 5 sites around mouth of Tokyo Bay, March 8, 2004. (St.1 - St.4 and OP, see Fig. 6-4.)

遅らせる例はサンゴ礁に生息する魚種でも知られており (Victor, 1986; McCormick, 1999)、「変態開始の準備期間」を持つことは成育場である静穏な内湾域に確実に着底するための戦略となっているのだろう。

3) 成長の観点からみた最低水温期の内湾に回遊する戦略的意義

Oikopleura dioica の分布量から見ると、マアナゴ葉形仔魚にとっての餌料環境は湾外と比べて内湾では非常に良いことが示唆された。さらに、仔魚が外海から内湾に入ってくる過程で、餌料密度の上昇と葉形仔魚のサイズの増大が同期することも示された。本章で示した飼育実験の結果からは、変態開始の内的なトリガーが成長と関連したものであることが示唆されており、およそ湿重量 1 g を超えると変態開始できる状態となる。餌料環境という外的な要因が結果的に体成長を支配していることを考えれば、内湾の豊富な餌料環境が変態開始のトリガーとなったという見方も可能である。

一般に温帯域沿岸では水温上昇期に植物プランクトンのブルージング現象 (Carefoot, 1977) が見られ、マアナゴ仔魚の主群が沿岸へと来遊する 2 月～4 月の最低水温期 (第 3 章参照) は、水温が上昇期と比べると生物生産が低調と考えられがちであるが、東京湾における尾虫類の現存量は最低水温期に年間で最大であった。このような最低水温期に内湾に来遊することは、尾虫類を餌料とする葉形仔魚の成長には非常に有利な戦略である。

一方、変態し着底した後のマアナゴ稚魚の餌料は、ヨコエビ類などの小型甲殻類や多毛類などの小型底生生物であり (鍋島, 2001)、沿岸域の小型底生生物の現存量は低水温期に少なく水温が上昇してから多くなる傾向がある (風呂田, 1997; 森, 1998 など) ことから、低水温の時期に変態・着底すれば餌への遭遇機会が少なくなり、稚魚の成長には不利と考えられる。しかし、変態の進行速度は水温に依存していて低水温条件では変態の進行速度は遅くなることが知られており (渡辺ら, 2004)、早い時期 (例えば 2 月) に来遊したマアナゴ仔魚は低水温条件で長くすごさなくてはならないので、結果、変態進行速度は遅くなる。遅い時期 (例えば 4 月) に来遊した仔魚はすぐに水温上昇期を迎えることから、変態の進行速度は速くなり、結果的に来遊時期にかかわらず同時期の水温上昇期に変態を完了して底生に移行するメカニズムが存在するものと考えられる。実際、変態直後の稚魚が現れるのは 6 月頃からであり (反田, 2004)、水温上昇期と一致している。したがって、マアナゴ葉形仔魚は、仔魚としても

変態後の稚魚からみても餌条件の最も良好な時期に、沿岸域に来遊していると言えるだろう。

Cushing (1972) は「仔魚の餌となる生物の生産が、仔魚の出現と時間的にも空間的にも一致した時に高い資源加入量がもたらされる」とし、match-mismatch 仮説と呼ばれている。マアナゴ葉形仔魚は、黒潮を介して長い距離を回遊すると考えられるため (第 2 章、第 3 章)、受動的に流されるだけであれば時間的にも空間的にも mismatch となる確率が高い。このようなマアナゴがアナゴ科魚類の中で最も繁栄している種の一つとなったのは、低水温期の内湾域へ接岸回遊することで極めて有利な成長戦略を持つ方向に進化した結果であろう。

第 7 章 葉形仔魚の接岸回遊における能動的輸送機構

魚類や海産無脊椎動物の浮遊期幼生の輸送機構を扱った研究には、輸送過程での受動的側面をとらえ幼生を粒子とみなして海流による物理的輸送を検討する従来からの研究に加えて、近年では、熱帯サンゴ礁に生息する魚類仔魚の retention 機構の研究 (Swearer *et al.*, 1999; Jones *et al.*, 1999; Cowen *et al.*, 2000; Atema *et al.*, 2002) など能動的側面に焦点をあてた研究が報告されている。

沿岸浅海域では、遊泳力の乏しい仔魚が能動的に輸送されるメカニズムとして、潮汐や昼夜に対応した鉛直移動の存在が知られている (田中, 1991a, b)。外洋域においては、ウナギの葉形仔魚が産卵場付近を流れる北赤道海流からルソン海流 (黒潮源流) への乗り換えのメカニズムとして、成長にともなって獲得する鉛直移動能力から説明する仮説が提案されている (Kimura *et al.*, 1994)。葉形仔魚は浮袋を持たないことから鉛直移動に必要な浮力調整のメカニズムは不明とされるが (Smith, 1989; Pfeiler, 1999)、マダイ仔魚では成長にともなって比重が変化することが知られており (Kitajima *et al.*, 1993)、葉形仔魚においても浮力調整を体そのものの比重を調整することにより行っている可能性は否定できない。

第 2 章では、東シナ海の黒潮流軸上の観測から、水深 100m 以浅にいた仔魚が成長にともなって低水温の 100～300m の深い層に落ちる可能性を指摘した。太平洋の黒潮内側域ではマアナゴ仔魚がほとんど獲れない (第 2 章) にもかかわらず、沿岸域の水温が低下すると突如として大量の仔魚が沿岸に出現する (第 3 章)。一般に高水温海水よりも低水温海水の方が密度は高く、第 2 章で示した海洋構造図も水温場と密度場が良

く似た構造を示している。したがって、第2章で示した低水温域へと向かう接岸回遊のプロセスは仔魚の比重調節により密度の高い水塊に乗り換えることにより実現している可能性がある。

そこで本章では、マアナゴ葉形仔魚の比重が昼夜の違いあるいは成長によりどのような変化をするのか実験的に明らかにし、その結果を第2章と第3章で示した仔魚の分布特性と海洋構造の結果と照らし合わせるにより、比重調整による接岸回遊のメカニズムについて論議する。さらに変態前の葉形仔魚がどのくらい遊泳能力を持つか測定し、生育場を探索する能動的な回遊手段としての「遊泳」の可能性についても論議する。

1 比重測定

材料と方法

1) 供試魚

2001年3月18日に相模湾沿岸域の神奈川県葉山町地先(35° 16' N, 139° 34' N)においてシラス船びき網に混獲されたマアナゴ葉形仔魚を用いた。採集場所の水深は13m、水温は12.8℃で、魚群探知機によって葉形仔魚と推定される反応は水深3m付近にあった。持ち帰った仔魚は0.5tパンライト水槽に収容し、水温14.1℃で2日間馴致した。飼育海水は、神奈川県横須賀市長井地先から取水した海水を砂ろ過したものを用い、水温の調整は行わなかった。水槽は直射日光が当たらない屋内に設置し、自然光条件で観察を行った。

予備的な仔魚の昼夜観察の結果、水槽の中での遊泳層により、(1) 昼夜問わず中層から表層にいる群(以下SS群と言う)、(2) 昼間は底層、夜間は中表層にいる群(以下SB群)、(3) 昼夜問わず底層にいる群(以下BB群)の3群が認められたことから、採集から3日後までにこの3群を選別し、全長(Total length: TL)、湿重量(Wet body mass: WM)、総筋節数(Total number of myomere: TM)および肛門前筋節数(Pre-Anal myomere: PAM)を測定し、すべて変態前の伸長期の仔魚であることを確認してから、それぞれ約30個体ずつ60cm水槽に収容し供試魚とした。3群を収容した3つの水槽は、直射日光が当たらない屋内で隣同士に並べて設置し、光条件は自然光とした。3つの水槽には同一系統の海水を同時に引き込んで流水方式とし、3時間あたりの流入水量が水槽内の海水体積とほぼ等しくなるようにした。飼育海水は、神奈川県横須賀市長井地先から取水した海水を砂ろ過したものを用い、水温の調整は行わなかった。実験中の水温は

14.1℃であった。また、採集から11日後には変態を開始した個体が確認されたことから、これらは変態期の供試魚とした。

2) 比重測定法

横須賀市長井地先水深3mからくみ上げた海水(水温14.1℃、塩分34.45 PSU、比重1.0257)を原水として、比重0.002刻みに重い方に20段階、0.0003刻みに軽い方に5段階の比重の異なる海水シリーズを作成した。比重を重くするために原水に加えた混合物は、高分子で浸透圧に影響しないFicollTM400 (Amersham Pharmacia Biotech)を用い、軽くする方は蒸留水をそれぞれ原水に加えて調製した。0.1% Phenoxy-ethanolで麻酔した葉形仔魚を海水シリーズの中に静かに入れ、中性浮力をとった比重段階の海水の比重をその仔魚の比重とした。測定後の葉形仔魚は直ちに通常海水中に戻して覚醒させた。

3) 日周変化の測定

SB群から10個体を無作為に選び、全長および湿重量を測定後60cm水槽に収容した。午前2時、午後2時、午後9時、翌日午前2時の4回、水槽から1匹ずつ取り上げて比重を測定し同じ水槽に戻した。個体識別は行わなかった。

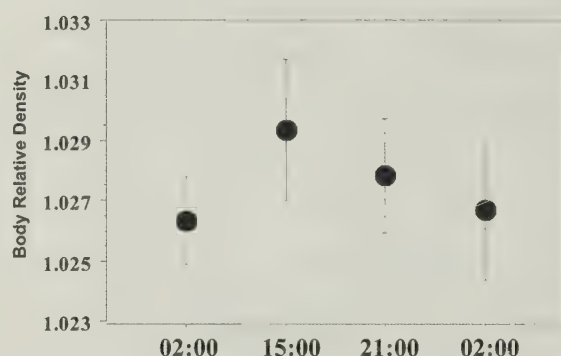


Fig. 7-1. Body relative density of *Conger myriaster* leptocephali. Leptocephali in a pre-metamorphic state were held in a 500 litre tank; three groups were recognized according to their position in the tank: upper layer at alltimes (group SS), upper layer during the night but lower layer in daylight not including group SS (group SB), lower layer at alltimes (group BB). Diurnal fluctuation in body relative density measured 4 times in 24 hours (2:00, 15:00, 21:00, 2:00) from group SB (n=10, without replacement). Error bars indicate standard deviation.

4) 各群の比重の測定

SS群、SB群、BB群から無作為にそれぞれ10~20個体を選び比重測定を行った。日周変化の影響を最小限に抑えるため、測定はすべて午前0時から午前2時の間に行った。測定後の仔魚からは耳石を摘出し、光学顕微鏡で観察し、第5章で示した耳石微細構造による成長段階 (L1 a, L1 b, L2, M) を判定した。

結 果

1) 比重の日周変化

仔魚の比重は午前2時に最も低く 1.0263 ± 0.0015 (平均 $\pm$ 標準偏差 以下同じ)、昼間の午後3時に 1.0294 ± 0.0023 と最も高い値を示した。日没後の午後9時にはやや減少して 1.0278 ± 0.0019 となり、翌日の午前2時には 1.0267 ± 0.0023 となり、実験開始時の比重とほぼ同じ平均値にもどった (Fig.7-1)。

2) 水槽内での分布が異なる各群の比重

2) - 1 各群の体サイズ、成長段階

各群ごとの体サイズの平均値は、SS群: 全長 111.9 ± 6.7 mm (平均 $\pm$ 標準偏差 以下同じ)、湿重量 0.855 ± 0.225 g、SB群: 全長 113.3 ± 7.0 mm、湿重量 0.868 ± 0.179 g、BB群: 全長 121.1 ± 5.7 mm、湿重量 1.193 ± 0.155 gで、BB群は全長、湿重量ともに他の2群と比べてサイズが大きかった。6章で定義した耳石から判定した成長段階は、SS群ではL1 b: 100%、SB群ではL1 b: 36.4%、L2: 63.6%、BB群ではL2: 100%であった。したがって、SS群-SB群-BB群の順に成長が進んでいると判定された。

2) - 2 各群の平均比重

午前2時に計測した各群の平均の比重は、SS群: 1.0255 ± 0.0011 (平均 $\pm$ 1標準偏差)、SB群: 1.0263 ± 0.0015 、BB群: 1.0282 ± 0.0021 で、SS群-SB群-BB群の順に比重が大きくなった (Fig.7-2)。

3) 変態の進行にともなう比重変化

仔魚の比重は肛門前筋節数の総筋節数に対する割合 (PAM/TM値) の減少に伴って増加した (Fig.7-3)。PAM/TM値は変態の進行の指標となり、その値が減少するほど変態が進行していることを表しているので、図は変態の進行にともなって比重が増加したことを示す。

2 遊泳速度測定

材料と方法

1) 供試魚

比重測定で用いた葉形仔魚と同じ2001年3月18日に相模湾沿岸域の神奈川県葉山町地先 ($35^{\circ} 16' N$, $139^{\circ} 34' N$) においてシラス船びき網に混獲されたマアナゴ葉形仔魚を用いた。これらの仔魚の中から、肛門の位置から変態前と判断される11個体を選び供試魚とした。遊泳速度を測定後、仔魚を0.1% Phenoxy-ethanol海水で麻酔し、全長を測定した。

2) 測定方法

遊泳速度の測定装置は、福田 (1990) を参考にして、内径18mmの透明アクリル製管 (長さ50cm) に、一定の流量で海水が流れるようにバルブ付きの流入口と流出口を設けたものを作成した。そのパイプ内に葉形仔魚を収容した後に海水を流し、徐々に流量を上げていってパイプ内を流れに逆らって1分間以上定位できる最大の流量を測定した。流量は1~3回測定し、単位時間あたりの流量をパイプ内側の断面積で除して管内流速の平均値を算出した。遊泳速度 (cm / 秒) は管内流速の平均値と同じとみなした。

結 果

遊泳速度を測定した仔魚のサイズは、平均全長 118.1 ± 9.0 mm (平均 $\pm$ 標準偏差) で105.0~129.1 mmの範囲にあり、沿岸域に来遊後間もない個体から変態直前の個体が含まれていた。計算された遊泳速度は、最も遅い個体で 5.1 ± 0.6 cm / 秒 (平均 $\pm$ 標準偏差)、最も速い個体は 21.0 ± 0.9 cm / 秒であった。遊

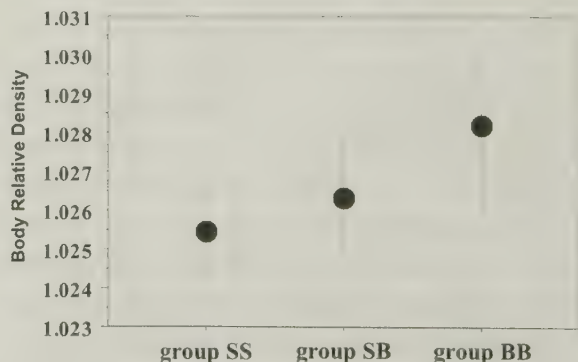


Fig. 7-2. Body relative density of leptocephali in each group as measured at 2:00. Error bars indicate standard deviation. see Fig. 7-1 for full explanation.

泳速度測定値の11個体全ての平均は 11.5 ± 5.0 cm / 秒で、1日に9.9 km進む速さに相当した。

論 議

1) 日周鉛直移動

複数種のウナギ目葉形仔魚で、昼夜での採集水深の変化などを根拠として、日周鉛直移動を行うことが示唆されている (Castonguay and McCleave, 1986; McCleave and Kleckner, 1987; Kajihara *et al.*, 1988; McCleave, 1993; Otake *et al.*, 1998; Williamson *et al.*, 1999; Correia *et al.*, 2002)。葉形仔魚は浮袋を持たないことから、その鉛直移動メカニズムとしては遊泳する以外にないものとされ (Smith, 1989)、浮力調整のメカニズムについての詳細は不明であった (Pfeiler, 1999)。本章では葉形仔魚の比重が日周変化していることを直接測定により明らかにし、葉形仔魚が比重調整によって日周鉛直移動している可能性を初めて示した。第6章の結果からは、マアナゴ仔魚が変態する海域が内湾の浅い海域であることが明らかとなったが、仔魚はリズムカルな日周鉛直移動により海底を感知し、これが外的な刺激の一つとなって変態開始すべき浅海域に近づいたことを知る可能性が示唆された。

2) 成長にともなう比重の増加と回遊生態との関係

沿岸域で採集したマアナゴ葉形仔魚の変態前の伸長期 (耳石段階L1b~L2) から変態期 (耳石段階M) を通じて、成長段階が進むにつれて仔魚は比重を増加させていることが明らかになった。カタクチイワシとマダイでは魚卵・仔稚魚の発育段階の進行に伴い比重を変化させることが知られており、成長にともなう生

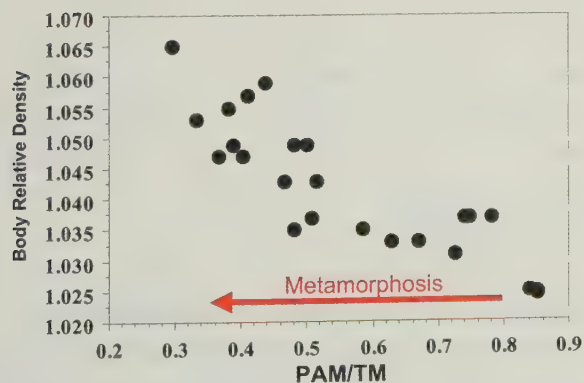


Fig. 7-3. Body relative density and ratio of pre-anal myomere to total myomere (PAM/TM) of *Conger myriaster leptocephali* in metamorphosis.

態変化に対応した現象である可能性が指摘されている (田中, 1991; Kitajima *et al.*, 1993)。第2章および第3章では、マアナゴ葉形仔魚の接岸回遊を「高水温域から低水温域に向かう現象」として説明できることを指摘したが、どのように低水温域を指向するのかというメカニズムは説明できなかった。しかし、塩分が大きく変化しない条件下では水温が低下すれば海水比重は増大する関係にあり、仔魚の比重が成長にともない増加するということは、言い換えると、成長にともなって定位できる海水の水温が低下するということになる。つまり、沿岸来遊前の段階でも成長にともなって比重を増加させることを示すことができれば、「高水温域から低水温域に向かう現象」を比重の面から説明することができる。

水槽中のマアナゴ葉形仔魚の中で表層近くに浮いて観察されたSS群は、すべての個体が耳石にTCマークが無いL1bの段階であり、変態開始の準備が整う前の段階と判断された。L1bは沿岸域にいるマアナゴ葉形仔魚の中では最も若い段階であることから、個体の状態から判断すれば沖合から沿岸域への接岸回遊の途

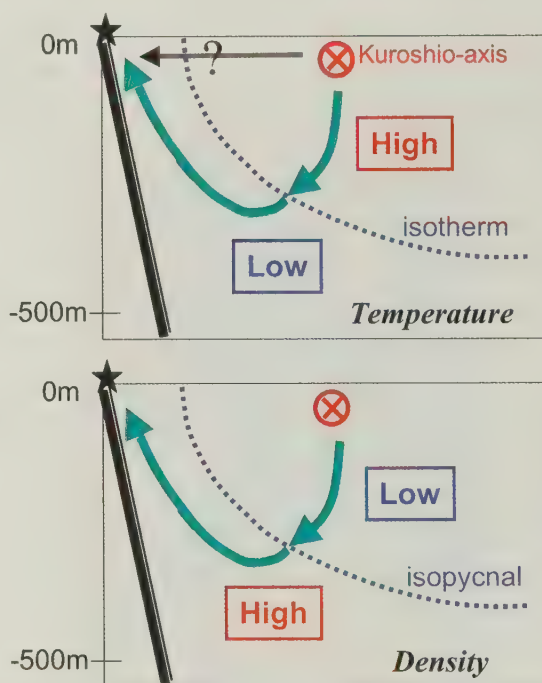


Fig. 7-4. Schematic diagram of hypothetical inshore migration pattern for *Conger myriaster leptocephali* from Kuroshio mainstream to coastal areas. The findings of the larval body density increasing through the inshore migration process suggest a hypothetical pathway of the migration in which the larvae vertically migrate into deeper depths to approach coastal areas.

上にある段階と見なすことができる。SS群の平均比重は1.0257 (σ_t に換算すると25.7 kg/m³)で、沿岸域では表層付近の海水(密度: $\sigma_t=25\sim 26$ kg/m³)とはほぼ釣り合っていたものと考えられるが、この海水密度は東シナ海の黒潮流軸付近では水深200-300m付近の値と一致する(第2章:Fig.2-4, 2-5)。第2章では黒潮流軸付近の水深100mより浅い層にいた全長60mm以下の葉形仔魚が全長60mm以上に成長するにつれて水深100~300mの深い層に潜る可能性を指摘した。葉形仔魚の比重が周囲の海水の比重と釣り合っていたとすれば、黒潮流軸の表層近く(Fig.2-4, 2-5; $\sigma_t=23$ kg/m³以下)に分布していた仔魚は体比重が1.023程度のはずである。その後成長するにしたがって黒潮表層付近から黒潮下部の水深200-300m層に移動するには、体比重を1.025程度まで増加させなければならない(Fig.2-4, 2-5)。したがって黒潮流軸上の高水温域にいた葉形仔魚は体比重を増加させることにより、沿岸域と同程度に低水温の深い層に鉛直移動したのと考えられる(Fig.7-4)。その黒潮流域の深い層に潜った葉形仔魚が沿岸来遊時まで平均的な比重を大きく増減させることが無いと仮定すれば、 $\sigma_t=25\sim 26$ kg/m³の等密度面に沿って沿岸浅海域へと回遊するものと考えられる(Fig.7-4)。第2章で示した沿岸来遊直前の時期(11月)の日向灘沖合におけるIKMTネット傾斜曳き(水深100mから表層)の結果を見ると、*Conger*属葉形仔魚の採集場所(Fig.2-3)は等密度線($\sigma_t=25$ kg/m³)が周囲より浅く水深100m付近に上昇した海域(Fig.2-7)であり、ネットが等密度線($\sigma_t=25$ kg/m³)に届かない観測点では採集されていない。関東近海での観測においても同様の結果が得られている(Fig.2-12, Fig.2-13)。これらの事実は、等密度面に沿って深い層から沿岸域へと回遊する仮説の傍証となる。マアジ*Trachurus japonicus*仔稚魚の東シナ海から太平洋への輸送に関連した海洋構造研究においても、等密度面上の同じ特性を持つ水塊の重要性が指摘されており(斉藤ら, 2004)、今後の実証的な研究の進展が期待される。

3) 内湾域への移入機構—接岸回遊の最終過程

マアナゴ葉形仔魚は成長に伴って体比重が増加することが明らかとなったが、最低水温期の沿岸域の海水密度 $\sigma_t=25\sim 26$ kg/m³と釣り合う1.026を超える段階(耳石段階L2:Fig.7-2)、すなわち「変態開始の準備期間」に入った段階になると、変態前であっても底生に移行するものと考えられる。低水温期の内湾入り口にはしばしば熱塩フロントが形成され、フロント内側はより水温が低くなるが塩分濃度も低いため海水

密度は高くならない(弱密度フロント)ことから、フロントの外側と内側で浮力は大きく変化しない。熱塩フロントでは表層に収束流があり(キャベリング効果)、底層では逆にフロントから離れる流れが卓越する(柳, 1990)ことから、フロントを越えるタイミングで体比重を増加させ、浮遊から底生に移行すれば、仔魚は流れに乗ってフロントを越え内湾域に入ることができる。このような鉛直方向の移動は成長にともなう比重増加のほか、日周鉛直移動でも可能である。異体類や甲殻類など遊泳能力の低い幼生の接岸回遊には潮汐流を選択的に利用する例(選択的潮汐輸送)が知られており(田中, 1991a, b)、沿岸域の流れをうまく利用して接岸回遊の最終段階となる極浅い変態開始する海域(第6章)に入るのかもしれない。

しかし、マアナゴの葉形仔魚のサイズは仔魚としては極めて大きく、底生に移行すれば一般に流れの影響は受けにくくなることから、もっと積極的な移動を行っている可能性もある。本章で示した変態直前の段階の仔魚の遊泳速度は平均11cm/sec程度あり、これは1日におよそ10kmは進むことができる速度である。一般的には、葉形仔魚は受動的に輸送されることを強調されがちであるが(例えば、木村, 2003)、意外に高い遊泳能力を備えていることが本研究でわかった。すなわち、接岸回遊の最終段階では積極的に遊泳することによって変態開始に適した内湾の浅海域に進入する可能性が高い。6章で示したとおり、接岸回遊のゴールとなる変態海域付近では、水深が非常に浅いことに加えて、沿岸域の中でもより低水温であり、塩分濃度が低い海域である。さらに、葉形仔魚の餌料と言われる尾虫類の現存量も高い。これらの環境の違いを感じし、接岸回遊の終点に向かうと考えられる。

以上述べてきたように、マアナゴ葉形仔魚の接岸回遊は、受動的な過程ではなく、比重調整を行うことで高水温域から低水温域を選択して沖合から沿岸へと向かい、その後、遊泳等の積極的な手段により内湾へと進入する、2段階の能動的なメカニズムにより生産力が高い沿岸域に確実に到達するための過程と理解される。

第8章 総合論議

1 葉形仔魚の接岸回遊機構とマアナゴ成魚分布域

西部北太平洋において最も大規模な接岸回遊を行うことで知られるウナギ*Anguilla japonica*の葉形仔魚では、マリアナ諸島西方の産卵場から日本の沿岸への長距離の回遊を成功させるうえで、西岸境界流の黒潮による葉形仔魚の受動的輸送が重要な条件とされる

(Tsukamoto, 1990; Tsukamoto, 1992; Kimura *et al.*, 1994; Kimura *et al.*, 1999)。北大西洋においても、ヨーロッパに生息する *Anguilla anguilla*、北アメリカ大陸の沿岸に生息する *Anguilla rostrata* および *Conger oceanicus* の産卵海域は低緯度のサルガッソー海にあり (Schmidt, 1931; Kleckner and McCleave, 1985; McCleave and Miller, 1994)、葉形仔魚は西岸境界流であるフロリダ海流 (Florida Current)・湾流 (Gulf Stream) の流れを利用して長距離の回遊を行うものと推測されている (Kleckner and McCleave, 1985; McCleave and Miller, 1994)。しかし、太平洋と大西洋のいずれの場合においても受動的な輸送だけで葉形仔魚の接岸回遊の全行程を説明することは難しく、特に沿岸種の葉形仔魚が強流帯の西岸境界流を離脱して沿岸域へと到達するメカニズムを具体的に示す研究例はない (McCleave, 1993; McCleave and Miller, 1994; McCleave *et al.*, 1998; Correia *et al.*, 2004)。マアナゴ *Conger myriaster* の葉形仔魚については、本研究において、受動的に黒潮により流されるだけではなく、比重調整により水塊を選択し低水温の沿岸域へと向かう能動的な過程を経て接岸回遊を行うことが明らかになり (第7章)、受動的な側面を強調されがちな葉形仔魚において、初めてその接岸回遊のメカニズムを能動的な側面から解明した研究例となった。大西洋に生息する *Conger oceanicus* の葉形仔魚は、水温が低い時期 (8~17℃) の沿岸域に変態直前から変態初期の段階のものが現れることが知られており (Bell *et al.*, 2003; Correia *et al.*, 2004)、マアナゴ *Conger myriaster* の沿岸域への出現パターンに非常によく似ている。したがって、大西洋に生息する *Conger* 属においてもマアナゴと同様のメカニズムで接岸回遊を行っている可能性が高く、本研究の結果は大西洋においても適用可能と考えられる。

また、接岸回遊後のマアナゴ葉形仔魚は浅海域で変態を開始しで着底・加入する (第5章)。わが国の主要なマアナゴ漁場の一つである伊勢・三河湾においては、船曳網による葉形仔魚の混獲量と翌年のマアナゴ漁獲量との間には正の相関関係が認められていることから (黒木ら, 2004)、沿岸域に来遊後のマアナゴの葉形仔魚の大部分は来遊した海域で資源加入していくものと考えられる。葉形仔魚が高水温域から低水温域へ向かうことにより沿岸域への回遊を行えば (第3章)、最低水温期の水温が接岸回遊を制限することになる。すなわち、マアナゴの葉形仔魚が高水温の南方海域から回遊 (第2章) してくるのだとしても、年中水温が高い地域には接岸できない (Fig.3- 4)。実際、南西諸島では、マアナゴの葉形仔魚の分布が確認された黒潮 (第

2章) が近くを流れているにもかかわらず、本種の葉形仔魚の沿岸域への出現は見られず成魚も分布していない。水温が年間で一番低い2月の東シナ海の表層水温分布を見ると (Fig.8- 1)、水温の低い場所とマアナゴの分布域 (Fig.1) がほぼ一致している。したがって、マアナゴの分布域は沿岸の年間最低水温により決定される可能性が高いと考えられる。

2 マアナゴ葉形仔魚の沿岸域への来遊量予測の可能性

本論文では初めて直接的な証拠に基づいてマアナゴ葉形仔魚が黒潮に乗って回遊していることを示したが、マアナゴが南方海域で生まれ黒潮に乗って日本沿岸まで来遊するとの考えは以前よりあった (高井, 1959; 落合, 田中, 1986; 時村, 山田, 2001)。そのため、漁況予測の手段として葉形仔魚の来遊量を黒潮との関連で予測することが考えられ、仙台湾、東京湾、大阪湾などのマアナゴの主要産地の水産研究機関では、黒潮の大蛇行の有無、黒潮の離岸距離、黒潮系の暖水波及と仔魚の来遊との関連を見出す試みがなされ

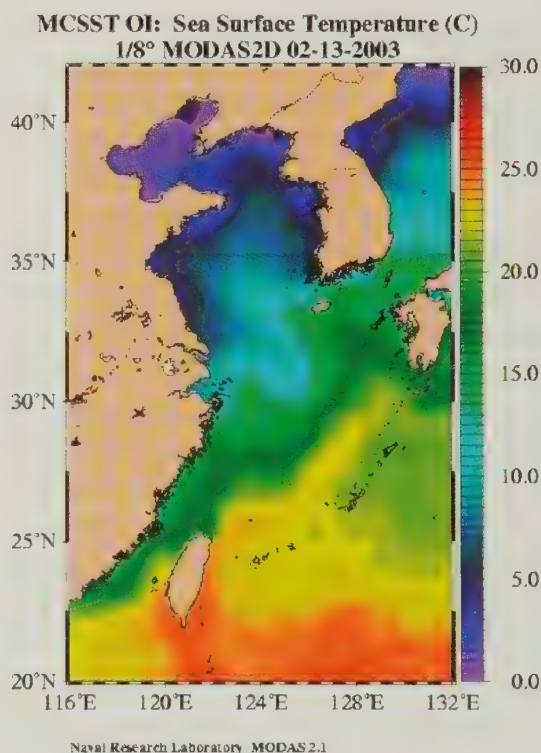


Fig. 8-1. Approximate sea surface temperature (SST) on February 13, 2003, The SST reaches its lowest level around this time of the year. SST map was obtained from the Naval Research Laboratory (USA) .

ている（佐伯，2001；清水，2005；鍋島，2004）。しかし、黒潮と明瞭な関係が得られているのは、なぜか黒潮から遠く離れた仙台湾周辺（佐伯，2001）に限られていた。その理由を以下に論議する。

黒潮等の海流の流れや暖水波及による仔魚の輸送を考える場合、対象とする種の仔魚が表層流の流れに乗ることができる比較的浅い水深帯に分布しているという前提が必要である。実際、ウナギ *Anguilla japonica* では、葉形仔魚が表層から水深100mに均一分布するとの条件で、数値モデルを用いたシミュレーションによりマリアナ諸島近海の産卵場からの輸送を推定し、接岸回遊後のシラスウナギの分布特性をうまく説明することに成功している（Kimura *et al.*, 1999）。東シナ海南部に産卵場があるマアジ *Trachurus japonicus* においては、卵・仔稚魚は50m以浅の表層流により主に輸送されることから（佐々，小西，2002）、粒子に見立てた仔魚の輸送を前述のKimura *et al.*, (1999) と同じ数値シミュレーションにより推定し、現実の仔魚分布と合う結果を得ている（金，2004）。しかし、本研究により想定されたマアナゴ葉形仔魚の黒潮から沿岸域への来遊経路は、表層近くを伝って沿岸へ現れるのではなく、いったん黒潮下部の深い層を経て、等密度面に沿って沿岸の浅い海域へと現れるというものであった（第7章、Fig.7-4）。したがって、海洋環境とマアナゴ葉形仔魚の来遊との関係をみる場合、多くの成功例がある従来の表層流による受動的な輸送を前提としたモデルとは異なった視点が必要である。

ここで、第3章でマアナゴ葉形仔魚の来遊パターンを調べた相模湾を例に、来遊直前のマアナゴ仔魚が留まっていると推定される密度が高く水温の低い中底層の水塊が沿岸の表層に現れる条件を考えてみる。マアナゴ葉形仔魚が来遊し始める冬季には、北からの季節風が卓越するようになり、南に開いた相模湾では表層の海水が吹送流により沖合へと運ばれる。その補流としては中底層からの湧昇流が考えられるが、湧昇してきた水塊が沿岸域に現れれば沿岸の水温が下がることになる。このような中底層の低水温の水塊に葉形仔魚が乗って湧き上がるようにして沿岸域へ来遊するのであれば、16℃以下に水温が低下すると相模湾にマアナゴ仔魚が突如来遊し始めると結論した第3章の結果を説明することができる。以上のように、マアナゴ仔魚の沿岸域への来遊に季節風が関係するとすれば、暖冬で季節風の勢力が弱い年は、仔魚の来遊が少なくなると推測されるが、実際、大阪湾では暖冬の翌年はマアナゴ漁獲量が減ることが報告されている（鍋島，2004）。今後、黒潮下部の水塊と沿岸水との相互関係を明らかにし、さらに底層の水塊が沿岸域へと現れる

条件と葉形仔魚の沿岸への来遊との関係を詳細に調べていく必要がある。その際に、耳石に微細構造として記録されている成長履歴と回遊履歴（第5章）は来遊動態解析を行う上での有力なツールとなるであろう。

相模湾など黒潮流域の関東以南の沿岸域では、マアナゴ葉形仔魚の来遊が始まるのは水温下降期であったが、東北海域では遅れて水温上昇期に来遊する（第3章）。したがって相模湾を例にした季節風により沿岸に来遊するという説明は、東北海域にはそのまま適用できない。黒潮勢力が強い年には仙台湾へのマアナゴの来遊量が多いことが知られており（佐伯，2001）、東北海域での仔魚の来遊は黒潮の影響を受けやすいものと考えられる。このことは、東北海域における仔魚の分布が海流の影響を受けやすい表層付近にあったことを示唆するが、東北海域では低水温の親潮の影響を強く受けており、親潮系水の海水密度が黒潮系水よりも高いことから説明できる。親潮系水の σ_t は26~27 kg/m³（Kokita and Omori, 1999）と高いため、黒潮域起源の水塊（ $\sigma_t < 26$ kg/m³）は常に親潮系水の上に乗る形となる。そのため、南から東北海域に入ってきた黒潮系水塊にいる仔魚は黒潮勢力に連動して表層近くを回遊するのであろう。東北沖合の黒潮親潮移行域からは無効分散と思われるマアナゴ葉形仔魚が多数採集されている（第2章）ことから、東北海域への黒潮勢力が弱い場合は黒潮統流によって東へ流される個体が多くなり、その結果、東北海域では黒潮勢力と仔魚来遊量との間にわかりやすい関係が見られるものと考えられる。

以上、本研究により海洋環境とマアナゴ葉形仔魚の接岸回遊には密接な関係があることが示されたが、今後、仔魚の来遊量予測モデルを作成し漁況予測を行っていく場合、海域により黒潮と接岸回遊との関係が異なることを考慮する必要がある。東海（2004）は、全国のマアナゴ漁獲量の変動パターンを調べ、地理的に近い地域間では正相関が見られるが、離れた地域間では相関が無く、特に東北地方の宮城県と福島県の漁獲量変動はその他の地域と逆相関することを指摘している。本研究により明らかとなった沿岸域への回遊メカニズムから考えれば、漁獲量変動パターンは仔魚の沿岸域の来遊量の変動と関係することが強く示唆される。すなわち、各地沿岸に来遊するマアナゴ葉形仔魚の量は黒潮を中心とした海洋環境に支配されており、その時の海洋環境に応じて各地への来遊量が決まる。同じ黒潮起源の仔魚が各地のマアナゴ資源へと加入するわけであるから、地域間での資源の分配が生じ、その結果、地域間で異なる漁獲量変動パターンが生じるものと考えられる。今後、海洋環境と気象に関する

様々なパラメータを用いて詳細な解析を行うことで、精度の高い漁況予測が可能となるだろう。

3 国際資源としてのマアナゴの管理

本研究の結果、マアナゴの産卵場は従来から考えられていたように、南方海域に産卵場がある可能性が極めて高いことが明らかとなり、各地の地先の深場に産卵場があるとする木村（2003）およびKimura *et al.*（2004）の説を支持する証拠は本研究からは得られなかった。各地の地先に産卵場があるのだとすれば、地域単位での資源管理を考えればよい。しかし、ウナギに近い生活史をマアナゴも持つということになれば、広い範囲での管理を考える必要がある。マアナゴは日本だけでなく、韓国や中国でも重要な漁獲対象種となっており、本研究により明らかとなった東シナ海におけるマアナゴ葉形仔魚の分布と黒潮による輸送から考えると、日本、中国、韓国などの東アジア全体で同一の資源を利用している可能性が高い。これまでの漁場単位で行われている資源管理は、漁獲加入した資源をいかに有効に利用して最大の漁獲量を確保することを目標とする「成長管理」により策定されているが、将来的には国際資源として産卵親魚の取り残しを考慮した「加入管理」を考える必要があるだろう。特に、産卵場が東シナ海南部からそれ以南にあるのだとすれば、主に中国と韓国により利用されている東シナ海漁場は、産卵場までの距離が日本沿岸より近いことになり、さらに漁場面積も広い（時村・山田 2001）ため、過剰な漁獲が産卵親魚に与える影響は大きいと考えられる。マアナゴ漁獲量の長期的な減少傾向（望岡，東海，2001）に歯止めをかけるには、日本国内だけの管理では不十分であり、中国や韓国と連携しての加入管理が今後必要であろう。

謝 辞

本論文を取りまとめるにあたり御指導をいただいた九州大学大学院農学研究院教授・中園明信博士、本論文を御校閲いただいた同教授・松井誠一博士、同助教授・及川信博士に心から感謝する。また、マアナゴ研究へと導いていただき、公私にわたって終始暖かく粘り強いご指導と激励をいただいた九州大学大学院農学研究院助手の望岡典隆博士に心から感謝する。長崎大学水産学部名誉教授・多部田修博士には、沖合での調査を始めるきっかけを与えていただいたうえに、本研究全体を通じて暖かいご指導と激励をいただいた。心より感謝する。

また沿岸域での葉形仔魚の採集は、多くの漁業者・

関係者のご協力なしでは到底実施し得なかった。さらに長年の経験をもとにした様々なアドバイスをいただいた。以下にお名前を記して心より感謝したい。八代漁業協同組合・白川孝一氏、同増殖センター・安田親史氏、横須賀市漁業協同組合大楠支所・岩崎晃次氏、長井漁業協同組合・故長嶋慎治氏、葉山町漁業協同組合・矢嶋宏氏、神奈川県水産技術センター・清水詢道氏、同・船木修氏、兵庫県立農林水産技術総合センター水産水産技術センター・反田實氏、宮城県水産研究開発センター（現・宮城県石巻水産事務所）・佐伯光広氏、三重県科学技術振興センター水産研究部・沖大樹博士、愛知県水産試験場漁業生産研究所・水野正之氏。

DNA解析にあたっては、以下の皆様のご指導とご協力を賜った。お名前を記して心より感謝する。九州大学理学部・小早川みどり博士、九州大学大学院生物資源環境科学府（現・日本IBMソリューションズ）・志賀慈子氏、東京都島しょ農林水産総合センター・千野力氏。また*Conger*属成魚の分類にあたっては、大阪市立自然史博物館・波戸岡清峰博士に標本調査の便宜を図っていただいたうえに丁寧なご指導をいただいた。心より感謝する。

耳石微量元素分析に際しては、格別のご配慮とご指導を賜った福岡歯科大学教授（現・独立行政法人水産大学校理事長）藤英俊博士、同大学中央研究室技官・森下孝一郎氏に心より感謝する。

沖合・外洋域の調査では多くの方に調査本来の目的でない葉形仔魚の採集にご協力をいただいた。ここに記して心より感謝する。中央水産研究所（現・東北区水産研究所）・上原伸二博士、中央水産研究所・大関芳沖博士、東京大学海洋研究所助教授・河村知彦博士、中央水産研究所（現・農林水産技術会議調査官）・木村量博士、中央水産研究所・久保田洋博士、東京大学海洋研究所助手・猿渡敏郎博士、西海区水産研究所・堀川博博士、中央水産研究所（現・北海道区水産研究所）・谷津明彦博士、西海区水産研究所・吉村拓博士、西海区水産研究所・依田貞理氏、東京大学海洋研究所教授・渡邊良朗博士。1997年から2003年にかけて葉形仔魚採集にご協力いただいた調査船は以下のとおりである。船長以下乗組員の皆様のご努力に敬意を表したい。長崎丸（長崎大学）、とりしま（探海船舶株式会社）、蒼鷹丸（中央水産研究所）、陽光丸（西海区水産研究所）、探海丸（北海道区水産研究所）、開洋丸（水産庁）、淡青丸（東京大学海洋研究所）。なお、「とりしま」は2回の調査航海でマアナゴ仔魚の生態解明に極めて重要な役割をはたしたが、2003年3月事故により沈没し、2名の乗組員の方が行方不明となった。痛恨の極みである。

1997年12月からスタートし、現在も年1回のペースで開催されている「アナゴ漁業資源研究会」(通称アナ研)においては、活発な議論の中で調査の初期段階から数々の有意義なアドバイス・コメント・励ましをいただいた。同研究会世話人代表の東京海洋大学教授・東海正博士、世話人の大阪府水産試験場・鍋島靖信氏をはじめとする世話人・参加者の皆様には心より感謝する。

独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所横須賀庁舎の皆様には数々のご指導、ご協力、ご支援を賜った。元海区水産業研究部長・正木康昭博士には、本研究をご理解いただき特段のご配慮をいただいた上に大学院社会人入学にあたって格別のお取り計らいをいただいた。前海区水産業研究部長・鶴田義成博士、浅海増殖部・興石裕一郎、資源増殖研究室長・堀井豊充博士には本研究を円滑に進める上での環境に格別のご配慮をいただいた。浅海生態系研究室長(現・北海道区水産研究所部長)・福田雅明博士には、研究環境にご配慮いただくとともに、乗船調査、核酸測定および比重測定にあたってご指導とご協力をいただいた。生物特性研究室長・青野英明博士には、常日頃から惜しめない励ましと有益な示唆をいただくとともに、遊泳速度測定にあたりご指導いただいた。渡部諭史博士、片山知史博士には、議論を通じて有益なご示唆をいただくとともに研究生活を支えていただいた。丹羽健太郎氏には、DNA解析にあたって惜しめないご指導とご協力をいただいた。調査艇「あらいそⅡ」船長・梶ヶ谷義一氏には、長年に経験に基づく的確な判断と卓越した操船技術により、沿岸域調査での多くの貴重なデータ収集に多大なご貢献をいただいた。阿部俊平君は乗船調査、サンプル測定、データ整理などで多大なご協力をいただいた。野地美紀さんには業務の範囲を越えてデータ・文献の整理にご協力いただいた。佐藤真弓さんには、本研究に関わる様々な雑事を卓越した処理能力でこなしていただくとともに常日頃から励ましをいただいた。お名前をすべてあげることができなかったが、支えていただいた職員の皆様には心より感謝する。

妻・佳子は日常生活を支えてくれただけでなく、休日のサンプリング、測定、飼育管理などの面倒な仕事を楽しんで手伝ってくれた。心より感謝する。

本研究は、中央水産研究所一般研究課題「マアナゴ仔稚魚の沿岸域への来遊過程の把握(平成13-17年度)」の一環として実施した。一部は水産庁の「わが国周辺漁業資源調査」および日本科学協会「笹川科学研究助成」により実施した。関係各位に感謝申し上げる。

引用文献

- Antunes C. and Correia A. T., 2003: Sagitta microstructure of European conger eel, *Conger conger* (L.), leptocephali compared with leptocephali of the eel, *Anguilla anguilla* (L.). *Arch. Fish. Mar. Res.*, **50** (3), 227-237.
- Arai T., Otake T. and Tsukamoto K., 1997: Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **161**, 17-22.
- 浅野博利, 久保喜計, 吉松定昭, 1978: 飼育実験におけるマアナゴ葉形幼生の形態変化と行動について. 近畿大学農学部紀要, **11**, 25-31.
- Atema J., Kingsford M. J. and Gerlach G., 2002: Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **241**, 151-160.
- Bell G. W., Witting D. A. and Able K. W., 2003: Aspects of Metamorphosis and Habitat Use in the Conger Eel, *Conger oceanicus*. *Copeia*, **3**, 544-552.
- Bishop R. E., Torres J. J. and Crabtree R. E., 2000: Chemical composition and growth indices in leptocephalus larvae. *Mar. Biol.*, **137**, 205-214.
- Campana S. E. and Neilson J. D., 1985: Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 1014-1032.
- Carefoot T., 1977: Pacific Seashores, University of Washington Press, Seattle, 208pp.
- Castonguay M. and McCleave J. D., 1986: Vertical distribution, diel and ontogenetic vertical migrations and net avoidance of leptocephali of *Anguilla* and other common species in the Sargasso Sea. *J. Plankton Res.*, **9**, 195-214.
- Castonguay M. and McCleave J. D., 1987: Distribution of leptocephali of the oceanic Species *derichthys serpentinus* and *Nessorhamphus ingolfianus* (Family derichthyidae) in the western sargasso sea in relation to physical oceanography. *Bull. Mar. Sci.*, **41** (3), 807-821.
- Clemmesen C. and Doan T., 1996: Does otolith structure reflect the nutritional condition of a fish larva? Comparison of otolith structure and biochemical index (RNA/DNA ratio) determined on cod larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*,

- 138, 33-39.
- Correia A. T., Able K. W., Antunes C. and Coimbra J., 2004: Early life history of the American conger eel (*Conger oceanicus*) as revealed by otolith microstructure and microchemistry of metamorphosing leptocephali. *Mar. Biol.*, **145**, 477-488.
- Correia A. T., Antunes C. and Coimbra J., 2002: Aspects of the early life history of the European conger eel (*Conger conger*) inferred from the otolith microstructure of metamorphic larvae. *Mar. Biol.*, **140**, 165-173.
- Cowen R. K., Kamazima M., Lwiza M., Sponaugle S., Paris C. B. and Olson D. B., 2000: Connectivity of marine populations: Open or Closed?. *Science*, **287**, 857-859.
- Cushing D. H., 1972: The production cycle and the numbers of marine fish. *Symposia of the Zoological Society of London*, **46**, 213-232.
- Donnelly J., Torres J. J. and Crabtree R. E., 1995: Proximate composition and nucleic content of premetamorphic leptocephalus larvae of the congrid eel *Ariosoma balearicum*. *Mar. Biol.*, **123**, 851-858.
- 福田雅明, 1990: ニシン仔稚魚の体側筋の発達と遊泳速度の変化. 日本水産学会誌, **56** (1), 11-17.
- 福田雅明, 1988: ニシン稚仔魚の発育過程—生化学的手法を用いた発育の推定—. 栽培技研, **17** (1), 69-80.
- 風呂田利夫, 1997: 底生動物, 「東京湾の生物誌」 (沼田眞, 風呂田利夫編), 築地書館, 東京, pp. 45-114.
- 波戸岡清峰, 1993: アナゴ科, 「日本産魚類検索」 (中坊徹次編), 東海大学出版会, 東京, pp. 186-192.
- Hu F., Oozeki Y., Tokai T. and Matsuda K., 2001: Scale model of a new midwater trawl system for sampling pelagic larval and juvenile fish. *Fish. Sci.*, **67**, 254-259.
- Inoue J. G., Miya M., Tsukamoto K. and Nishida M., 2001: Complete mitochondrial DNA sequence of *Conger myriaster* (Teleostei: Anguilliformes): novel gene order vertebrate mitochondrial genomes and the phylogenetic implications for Anguilliform families. *J. Mol. Evol.*, **52**, 311-320.
- 伊東宏, 望岡典隆, 2005: 沿岸域におけるメソプランクトンの採集を目的としたネットの設計. 九大農芸誌, **60** (2), 179-186.
- Jones G. P., Milicich M. J., Emslie M. J. and Lunow C., 1999: Self-recruitment in a coral reef fish population. *Nature*, **402**, 802-804.
- Kajihara T., Tsukamoto K., Otake T., Mochioka N., Hasumoto, H., Machiko O. and Tabeta O., 1988: Sampling Leptocephali with Reference to the Diel Vertical Migration and the Gears. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54** (6), 941-946.
- Katayama S. and Shimizu Y., 2006: Occurrence pattern of white-spotted conger larva, *Conger myriaster*, in southern Tohoku area. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.*, **70** (1), 10-15.
- 木村伸吾, 2005: 仔魚の輸送と加入量変動, 「海洋生命系のダイナミクス 第4巻 海の生物資源—生命は海でどう変化しているか—」 (渡邊良朗編), 東海大学出版会, 神奈川, pp. 241-258.
- Kimura S., Döös K. and Coward A. C., 1999: Numerical simulation to resolve the issue of downstream migration of the Japanese eel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **186**, 303-306.
- Kimura S., Tsukamoto K. and Sugimoto T., 1994: A model for the larval migration of the Japanese eel: roles of the trade winds and salinity front. *Mar. Biol.*, **119**, 185-190.
- Kimura Y., Ishikawa S., Tokai T., Nishida M. and Tsukamoto K., 2004: Early life history characteristics and genetic homogeneity of *Conger myriaster* leptocephali along the east coast of central Japan. *Fish. Res.*, **70**, 61-69.
- 木村呼郎, 2003: マアナゴの集団構造に関する生態学的研究. 東京大学学位論文.
- 金熙容, 2004: マアジの卵・稚仔輸送過程, 「海流と生物資源」 (杉本隆成編), 成山堂書店, 東京, pp. 112-119.
- Kitajima C., Yamane Y., Matsui S., Kihara Y. and Furuichi M., 1993: Ontogenetic change in buoyancy in the early stage of red sea bream. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59** (2), 209-216.
- Kleckner R. C. and McCleave J. D., 1985: Spatial and temporal distribution of American eel larvae in relation to North Atlantic Ocean current systems. *Dana*, **4**, 67-92.
- Kokita T. and Omori M., 1999: Long distance dispersal of larval and juvenile rockfish, *Sebastes thompsoni*, with drifting seaweed in the Tohoku area, Northwest Pacific, estimated by analysis of otolith microstructure. *Bull. Mar. Sci.*, **65** (1), 105-118.
- 窪田三朗, 1961: マアナゴの生態・成長ならびに変態に

- 関する研究. 三重大学水産学部紀要, **5** (2), 190-236.
- 黒木洋明, 福田雅明, 堀井豊充, 2004: 平成15年マアナゴ伊勢・三河湾の資源評価. 我が国周辺水域の漁業資源評価, 水産庁増殖推進部・独立行政法人水産総合研究センター, 461-470.
- Lecomte-Finiger R., 1992: Growth history and at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Mar. Biol.*, **114**, 205-210.
- Lee T. W. and Byun J. S., 1996: Microstructural growth in otoliths of conger eel (*Conger myriaster*) leptocephali during the metamorphic stage. *Mar. Biol.*, **125**, 259-268.
- 町田吉彦, 1984: マアナゴ, 「沖縄舟状海盆及び周辺海域の魚類」 (岡村収, 北島忠弘編), 日本水産資源保護協会, pp. 92-93.
- McCleave J. D., 1993: Physical and behaviural controls on the oceanic distribution and migration of leptocephali. *J. Fish Biol.*, **43**, 243-273.
- McCleave J. D. and Kleckner R. C., 1987: Distribution of leptocephali of the catadromous *Anguilla* species in the western Sargasso sea in relation to water circulation and migration. *Bull. Mar. Sci.*, **41** (3), 789-806.
- McCleave J. D., Brickley P. J., O'Brien K. M., Kistner D. A., Wong M. W., Gallagher M. and Watson S. M., 1998: Do leptocephali of the european eel swim to reach continental waters? Status of the question. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **78**, 285-306.
- McCleave J. D. and Miller M. J., 1994: Spawning of *Conger oceanicus* and *Conger triporiceps* (Congridae) in the Sargasso Sea and subsequent distribution of leptocephali. *Env. Biol. Fish.*, **39**, 339-355.
- McCormick M. I., 1999: Delayed metamorphosis of a tropical reef fish (*Acanthurus triostegus*): a field experiment. *Mar. Biol. Prog. Ser.*, **176**, 25-38.
- Miller M. J., Otake T., Minagawa G., Inagaki T. and Tsukamoto T., 2002: Distribution of leptocephali in the Kuroshio Current and East China Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **235**, 279-288.
- 水野重樹, 1969: 核酸の一般的定量法, 東京大学出版会, 東京, pp. 1-250.
- 望岡典隆, 2001: マアナゴの初期生態. 月刊海洋, **33** (8), 536-539.
- 望岡典隆, 東海正, 2001: マアナゴの資源生態と漁業. 月刊海洋, **33** (8), 525-528.
- Mochioka N., Tabeta O. and Kanda T., 1989: Daily growth increments in otoliths of the conger eel *Conger myriaster* leptocephali, in "Working Group on Eel, European Inland Fisheries Advisory Commission (EIFAC)", Porto, pp. 1-2.
- Mochioka N. and Iwamizu M., 1996: Diet of anguilloid larvae: leptocephali feed selectively on larvacean houses and fecal pellets. *Mar. Biol.*, **125**, 447-452.
- Mochioka N., Tabeta O. and Kubota T., 1988: A pre-leptocephalus larva of *Conger myriaster* (Family Congridae) collected from Suruga Bay, Central Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, **35** (2), 184-188.
- 森純太, 1998: 捕食者としてのエビジャコの生態, 「砂浜海岸における仔稚魚の生物学」 (千田哲資, 木下泉編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 65-77.
- 鍋島靖信, 2001: マアナゴの成長と食性. 月刊海洋, **33** (8), 544-550.
- 鍋島靖信, 2004: 大阪府におけるアナゴ漁獲量の変化とアナゴレプト来遊期の水域環境と漁獲量との関係についての検討 (要旨), 「マアナゴ資源と漁業の現状」 (東海正, 清水詢道, 反田實, 鍋島靖信, 望岡典隆編), 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 141-142.
- 中野広, 1988: 稚仔魚研究のための核酸の定量法. 海洋と生物, **54**, 10 (1), 23-26.
- 中田英昭, 1994: 輸送, 「魚類の初期減耗研究」 (田中克, 渡邊良朗編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 72-82.
- 落合明, 田中克, 1986: 魚類学 (下), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 576-582.
- 小川嘉彦, 1997: 水産技師のための海況学入門, 海洋水産資源開発センター, 東京, pp. 1-272.
- 沖山宗雄, 1979: 稚魚分類学入門" 幼期形態の読みかた, 海洋と生物, **2**, 1 (2), 53-59.
- 小沼洋司, 1995: マアナゴ幼生 (レプトセファルス) の変態海域. 茨城水試研報, **33**, 103-107.
- Otake T., Inagaki T., Hasumoto H., Mochioka N. and Tsukamoto K., 1998: Diel vertical distribution of *Anguilla japonica* leptocephali. *Ichthyol. Res.*, **45** (2), 208-211.
- Otake T., Ishii T., Ishii T., Nakahara M. and Nakamura R., 1997: Changes in otolith strontium: calcium ratios in metamorphosing *Conger myriaster* leptocephali. *Mar. Biol.*, **128**, 565-572.
- Pannella G., 1971: Fish otoliths: daily growth pattern and periodical patterns. *Science*, **173**, 1124-1127.
- Pfeiler E., 1984a, Changes water and salt content

- during metamorphosis of larval bonefish. *Bull. Mar. Sci.*, **34** (2), 177-184.
- Pfeiler E., 1984b: Glycosaminoglycan breakdown during metamorphosis of larval bonefish *Albula*. *Mar. Biol. Lett.*, **5**, 241-249.
- Pfeiler E., 1986: Towards an explanation of the developmental strategy in leptocephali larvae of marine teleost fishes. *Env. Biol. Fish.*, **15** (1), 3-13.
- Pfeiler E., Almada E. and Vrijenhoek R. C., 1990: Ontogenetic changes in proteins and isozyme expression in larval and juvenile bonefish (*Albula*). *J. Exp. Zool.*, **254**, 248-255.
- Pfeiler E., 1999: Developmental physiology of elopomorph leptocephali. *Comp. Biochem. Physiol. Part A*, **123**, 113-128.
- Radtke R. L., 1989: Strontium-calcium concentration ratios in fish otoliths as environmental indicators. *Comp. Biochem. Physiol.*, **92** (2), 189-193.
- Radtke R. L., Townsend D. W., Folsom S. D. and Morrison, M. A., 1990: Strontium: calcium concentration ratios in otoliths of herring larvae as indicators of environmental histories. *Env. Biol. Fish.*, **27**, 51-61.
- 佐伯光広, 2001: 仙台湾におけるマアナゴ漁業と資源管理. 月刊海洋, **33** (8), 561-565.
- 斉藤勉, 秋山秀樹, 瀬藤聡, 2004: 九州南部における海洋構造の変動, 「マアジの産卵と加入機構—東シナ海から日本沿岸へ—」 (原一郎, 東海正編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 52-68.
- 佐々千由紀, 小西芳信, 2002: 東シナ海におけるマアジ仔稚の分布と輸送. 月刊海洋, 号外**31**, 92-98.
- Sato R., Tanaka Y. and Ishimaru T., 2001: House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. *J. Plankton Res.*, **23** (4), 415-423.
- Schmidt J. 1931: Eels and conger eels of the North Atlantic. *Nature*, **128** (3232), 602-604.
- Secor D. H., 1992: Application of otolith microchemistry analysis to investigate anadromy in Chesapeake Bay striped bass *Morone saxatilis*. *Fish. Bull.*, **90**, 798-806.
- Secor D. H., Henderson-Arzapalo A. and Piccoli P. M., 1995: Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **192**, 15-33.
- 嶋田拓, 寺山宏, 1975: 核酸の化学I生化学実験講座2, 東京化学同人, 東京, pp. 6-11.
- 清水詢道, 1996: 東京湾のマアナゴ資源について—I. 漁業の実態と資源管理に関する予察. 神水研研報, **1**, 7-13.
- 清水詢道, 2001: 東京湾のマアナゴ資源について—IV. 初期資源量の推定. 神水研研報, **6**, 1-5.
- 清水詢道, 2003: 東京湾のマアナゴ資源について. 神水研研報, **8**, 1-11.
- 清水詢道, 2004: 趣旨説明にかえて, 「マアナゴ資源と漁業の現状」 (東海正, 清水詢道, 反田實, 鍋島靖信, 望岡典隆編), 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 78-84.
- 清水詢道, 2005: 東京湾へのマアナゴ葉形仔魚の来遊. 神水研研報, **10**, 1-7.
- Smith D. G., 1989, Introduction to leptocephali, in "Fishes of the Western North Atlantic Memoir No. I, Part 9, Vol. 2" (ed. by Bohlke E. B.), Sears Foundation for Marine Research, New Haven, pp. 657-668.
- Swearer S. E., Caselle J. E., Lea D. W. and Warner R. R., 1999: Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature*, **402**, 799-802.
- 多部田修, 望岡典隆, 1988: ウナギ目 Anguilliformes, 「日本産稚魚図鑑」 (沖山宗雄編), 東海大学出版会, 東京, pp. 21-62.
- 高井徹, 1959: 日本産重要ウナギ目魚類の形態. 生態および増殖に関する研究. 水講研報, **8**, 1-340.
- Tanaka K., Tabeta O., Mochioka N., Yamada J. and Kakuta S., 1987: Otolith microstructure and ecology of the conger eel (*Conger myriaster*) larvae collected in the Seto Inland Sea, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53** (4), 543-549.
- 田中克, 1991a, 再生産と流れの構造—課題と展望 「流れと生物と—水産海洋学特論—」 (河合英夫編), 京都大学学術出版会, 京都, pp. 148-157.
- 田中克, 1991b: 接岸回遊の機構と意義, 「魚類の初期発育」 (田中克編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 52-68.
- 田中祐志, 1991: 魚卵・仔魚の比重変化と流れの構造に関連した分布・移動, 「流れと生物と—水産海洋学特論—」 (河合英夫編), 京都大学学術出版会, 京都, pp. 60-78.
- 反田實, 2004: 播磨灘における着底期稚アナゴの採集, 「マアナゴ資源と漁業の現状」 (東海正, 清水詢道, 反田實, 鍋島靖信, 望岡典隆編), 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 168-167.
- 時村宗春, 山田梅芳, 2001: 東シナ海におけるマアナゴ

- の分布. 月刊海洋, **33** (8), 580-584.
- 東海正, 2004: あなご類県別漁獲量の変動について, 「マアナゴ資源と漁業の現状」(東海正, 清水詢道, 反田實, 鍋島靖信, 望岡典隆編), 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 250-251.
- Toole C. L., Markle D. F. and Harris P. M., 1993: Relationships between otolith microstructure microchemistry, and early life history events in Dover sole, *Microstomus pacificus*. *Fish. Bull.*, **91**, 732-753.
- Townsend D. W., Radtke R. L., Corwin S. and Libby D. A., 1992: Strontium:calcium ratios in juvenile Atlantic herring *Clupea harengus* L. otoliths as a function of water temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **160**, 131-140.
- Townsend D. W., Radtke R. L., Malone D. P. and Wallinga J. P., 1995, Use of otolith strontium:calcium ratios for hind-casting larval cod *Gadus morhua* distributions relative to water masses on Georges Bank. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **119**, 37-44.
- Tsukamoto K., 1990: Recruitment mechanism of eel, *Anguilla japonica*, to the Japanese coast. *J. Fish Biol.*, **36**, 659-671.
- Tsukamoto K., 1992: Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, **356**, 789-791.
- Tzeng W. N., Wu H. F. and Wickstrom H., 1994: Scanning electron microscopic analysis of annulus microstructure in otolith of European eel, *Anguilla anguilla*. *J. Fish Biol.*, **45**, 479-492.
- 内田恵太郎, 1937: 魚類の浮遊幼期に見られる浮泛機構に就て (I). 科学, **7** (13), 540-546.
- 内田恵太郎, 1964: 稚魚を求めて—ある研究自叙伝—, 岩波書店, 東京, pp. 1-207.
- Victor B. C., 1986: Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 1208-1213.
- Wang C. H. and Tzeng W. N., 1998: Interpretation of geographic variation in size of American eel *Anguilla rostrata* elvers on the Atlantic coast of North America using their life history and otolith ageing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **168**, 35-43.
- 渡辺哲理, 福井篤, 鈴木伸洋, 魚谷逸郎, 2004: 飼育下でのマアナゴ葉形仔魚の変態と水温. 日本水産学会誌, **70** (1), 66-68.
- Williamson G., 1999: Is this how baby eels cross the Atlantic Ocean? *Ocean Challenge*, **9** (2), 40-45.
- Yamano K., Tagawa M., deJesus E. G., Hirano T., Miwa S. and Inui Y., 1991: Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *J. Comp. Physiol. B.*, **161**, 371-375.
- 柳哲雄, 1990, 熱塩フロント, 「潮目の科学—沿岸フロント域の物理・化学・生物過程」(柳哲雄編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 103-157.

和文要旨

153

地方公庁船によるマグロ延縄資源調査の推移と混獲モニタリングとしての特徴

細野 隆史 (日本エヌ・ユー・エス)
松永 浩昌 (中央水産研究所)
南 浩史 (中央水産研究所)
清田 雅史 (中央水産研究所)

地方公庁船によるマグロ延縄資源調査における操業実態およびサメ類, 海鳥類, 海亀類の混獲状況を1992-2005年について取りまとめた。公庁船調査はハワイ周辺海域に操業が集中する傾向があり, そのなかでも1-8月は南側, 9-12月は北側で操業が行われた。本調査はサメ類に関する情報源となり得ることが示されたが, 海鳥・海亀に関しては必ずしも混獲実態を反映しない操業状況であった。

No.24, 1-13 (2008)

大西洋におけるアナゴ類の生活史

片山 知史 (中央水産研究所浅海増殖部)
黒木 洋明 (中央水産研究所浅海増殖部)

日本近海に生息するアナゴ類の資源生態に関する理解を深めるために, 大西洋に生息するアナゴ類 *Conger conger* と *C. oceanicus* の生活史に関する過去の知見を整理した。*C. oceanicus* の年齢と成長, 雌雄の分布様式, 葉形仔魚の浅海域への出現時期やサイズは, マアナゴ *C. myriaster* によく似ていた。産卵場は, *C. oceanicus* については, ほぼ特定されているものの, *C. conger* については日本周辺の *Conger* 属魚類と同様に不明であった。葉形仔魚が西岸境界流を利用して移動回遊し, 低水温域で接岸し着底・変態するプロセスは, 大西洋と太平洋のいずれの種にも共通した加入過程である可能性が示唆された。したがって, アナゴ類の加入機構については, 海洋学的なアプローチが必要であると考えられた。

No.23, 15-21 (2008)

ビデオプランクトンレコーダーを用いた親潮域～黒潮親潮移行域におけるメソ動物プランクトン群集構造の解析に関する研究

市川 忠史 (中央水産研究所海洋生産部)

海洋生態系において物質輸送, 生物生産および魚類資源加入における仲介者として重要な役割を担う動物

プランクトン現存量を把握し, 分布構造と群集構造を明らかにすることは重要な課題である。しかし, 従来行われてきたプランクトンネットによる採集では脆弱な動物プランクトンの正確な現存量や詳細な分布構造の把握は困難であり, 採集試料のデータ化に時間と労力を要する問題もあった。

本研究では, こうした動物プランクトン研究における問題解決のため, 国内では使用例がないビデオプランクトンレコーダー (VPR II) を用いた観測および解析手法を確立し, その結果を用いて捕食者として重要なクラゲ類, クシクラゲ類の正確な現存量ならびにカイアシ類を中心としたメソ動物プランクトンの詳細な鉛直分布構造を把握し, メソ動物プランクトンの群集構造ならびに生物相互関係について考察することを目的とした。

1. VPR II における画像取得条件の特性を把握し, 定量性の高いデータの取得に必要な手法を検討するためカイアシ類と管クラゲを用いた室内実験を行った。その結果, カイアシ類と管クラゲで合焦画像の取得条件が異なること, 複数の分類群の画像を確実に記録するために非合焦画像も含めて記録する設定が不可欠であることが示された。非合焦画像を含むプランクトン画像から一定の視野体積内にある合焦画像を選択するため, 客観的な数値として得られた画像の輝度階調の値を用いてカメラからの距離および合焦の有無を判断する手法を開発した。一定の視野体積内の画像を客観的に選択する手法を開発することで定量性の高いVPR II のデータ取得が可能となった。

2. 動物プランクトン個体数把握におけるVPR II の有効性を検討するため, 親潮域～黒潮・親潮移行域においてVPR II で記録された画像とMOCNESSで採集された動物プランクトンの個体数密度を比較した。ネット採集で物理的な破損を受けにくいと考えられたカイアシ類個体数密度はVPR II とMOCNESSの間に有意な正の相関 ($n=29, p<0.5$) が得られた。一方, 脆弱なヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類は常にVPR II で個体数密度が高く, ネットに対するVPR II の優位性が示された。これに対し毛顎類, 管クラゲ類, サルバ・ウミタル類および尾虫類の個体数密度はVPR II が高い場合, 逆にMOCNESSが高い場合のいずれも観測され, プランクトンの分布形態や逃避行動の影響, あるいはVPR II の視野や照明など技術的な問題が影響したと考えられた。

3. VPR II とプランクトンネット双方のデータを用いて親潮域～黒潮・親潮移行域のクラゲ類, クシクラゲ類の正確な現存量を見積もった。採集層別の平均現存量は $0.002\sim0.106\text{mgC}/\text{m}^3$ (平均±標準偏差= $0.035\pm$

0.031, $n=40$) で、プランクトンネットの結果のみを用いた場合より平均14倍高く (0.3~260, 標準偏差=43.8, $n=40$)、従来のネット採集結果が過小評価であったことが示された。カイアシ類現存量に対するクラゲ類、クシクラゲ類現存量の割合は0.01~5.13%であり、1%以上となった深度はヒドロクラゲ類またはクシクラゲ類の分布極大層と一致した。カイアシ類の日間生産速度に対するクラゲ類、クシクラゲ類の日間餌料要求量の割合は1.5%~5.4%と低かったが、クラゲ類が群集団を形成した場合の影響は少なくないと考えられた。

4. 親潮域~黒潮・親潮移行域においてクラゲ類、クシクラゲ類とカイアシ類を中心とした動物プランクトン群集の詳細な鉛直分布構造を把握し、水塊構造が動物プランクトン群集に与える影響ならびに生物相互関係について考察した。カイアシ類の鉛直分布は連続的で表層と躍層以深の北太平洋中層水 (NPIW) 内に複数の分布極大層が存在したが、ヒドロクラゲ類、クシクラゲ類の鉛直分布は断続的であった。NPIW内におけるカイアシ類の分布極大層は塩分または水温極小以深 (26.7‰以深) に存在し、26.8‰付近ならびに水塊の水平貫入 (または移流) があったと考えられた水塊直下に出現する傾向があった。放散虫類もNPIW内ではカイアシ類と同様な分布が認められた。懸濁粒子の鉛直分布ならびに過去の研究事例から検討した結果、中層におけるカイアシ類の分布極大は放散虫、懸濁粒子と同様に水塊構造による影響を受けていた可能性が高く、また、餌料環境と関係していた可能性も指摘された。VPR II を用いた観測により新たな視点から動物プランクトン群集構造を解析できる可能性が示された。

No.24, 23-104 (2008)

マアナゴ (*Conger myriaster*) 葉形仔魚の沿岸域への回遊機構に関する研究

黒木 洋明 (中央水産研究所浅海増殖部)

本論文は、沿岸域から東シナ海および西部北太平洋の沖合・外洋域にいたる広範囲の海域での調査結果にもとづき、マアナゴ (*Conger myriaster*) 葉形仔魚の沿岸域への出現様式と従来知見が無かった沖合・外洋域での分布生態を明らかにしたものである。また、葉形仔魚の沿岸域への回遊機構について、仔魚分布様式に海洋観測結果と飼育実験の結果を加えて検討し、マアナゴ葉形仔魚の沿岸来遊量の水準を海洋環境変動から予測する可能性を示すとともに、漁況予測に向けた技

術開発について考察した。

はじめに、*Conger* 属葉形仔魚の分類学的な問題点を整理し、従来用いられていた黒色素胞の沈着状態から分類する方法に加え分子生物学的な手法を取り入れて、マアナゴ葉形仔魚の同定法を確立した。次に、沖合・外洋域で採集された *Conger* 属葉形仔魚の約90%は、沿岸域に出現するマアナゴ葉形仔魚のもつ特徴的な色素胞を持たないにもかかわらず、分子生物学的な手法を用いるとマアナゴと同定されることを示し、これまで全く不明であった沖合・外洋域でのマアナゴ仔魚の分布特性を明らかにした。また、仔魚の沿岸域への出現時期と沿岸水温の関係を明らかにし、沖合での分布特性とあわせて、沖合の高水温域から西岸境界流フロントを越えて沿岸の低水温域へ至る回遊過程を示した。さらに、本種仔魚の全長・体重関係を解析し、沿岸への回遊過程に対応した成長様式を持つことを示すとともに、仔魚の耳石微細構造の観察結果から2つの特徴的な構造が存在することを認め、これらの構造が高水温域から低水温域へと向かい変態を開始するまでの接岸回遊過程と対応していることを示した。また、接岸回遊の最終段階で起こる稚魚への変態がどのような条件で開始するのか飼育実験により示した。その結果を実際のフィールドに適用することによって、餌生物との関係よりマアナゴ仔魚の回遊・成長戦略について考察した。さらに、仔魚の飼育実験により、体比重が成長にともなって増加することを示し、高水温域から低水温域へと向かう接岸回遊が仔魚の比重調整により行われている可能性を示した。

No.23, 105-152 (2008)

水産総合研究センター研究報告

Bulletin of Fisheries Research Agency

編集委員会

編集委員長 玉井恭一

編集委員 松尾 豊, 武内智行, 馬場徳寿, 入江隆彦, 川原重幸, 内田卓志,
石田行正, 北川大二, 杜多 哲, 野川秀樹, 福永辰廣, 高橋正憲

平成20年3月31日 発行

発行所 独立行政法人 水産総合研究センター

〒220-6115 神奈川県横浜市西区みなとみらい2-3-3 クイーンズタワーB 15階

Fisheries Research Agency

Queen's Tower B 15F, 2-3-3, Minato mirai, Nishi-ku, Yokohama, Kanagawa.

220-6115 Japan

<http://www.fra.affrc.go.jp>

発行者 川口恭一

印刷所 有限会社光星社

ISSN 1346-9894

BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. **24**
March 2008

Bull. Fish. Res. Agen.

CONTENTS

Technical Report

Transition of tuna longline survey by Japanese training and research vessels and its traits as monitoring of non-target species.

Takashi HOSONO, Hiroaki MATSUNAGA, Hiroshi MINAMI, and Masashi KIYOTA 1

Review

Review on the life history of conger fishes in the Atlantic Ocean

Satoshi KATAYAMA, Hiroaki KUROGI 15

Doctoral Thesis

Analysis of the community structure of meso-zooplankton in the Oyashio and Transition Zone using Video Plankton Recorder (VPRII)

Tadafumi ICHIKAWA 23

Study on the inshore migration mechanism of *Conger myriaster leptcephali*

Hiroaki KUROGI 105

Abstracts (JAPANESE) 153